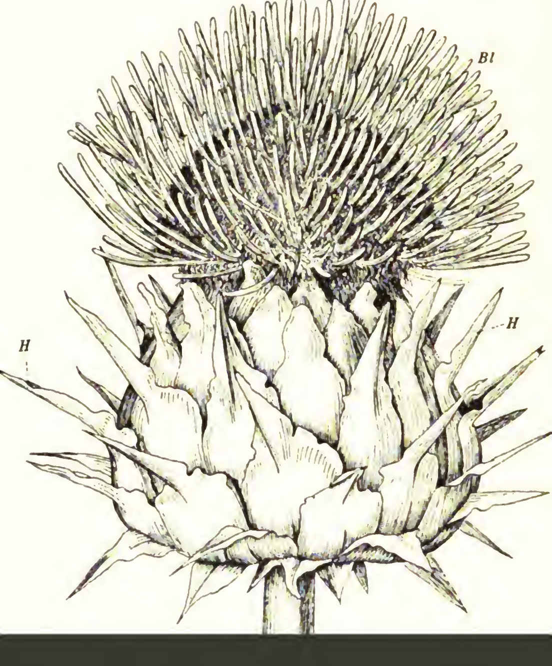


Blumen und insekten

Oskar von Kirchner


SIGILLVM · VNIVERSITATIS · CALIFORNIENSIS
FIAT LVX
MDCCCLXVIII
EX LIBRIS


OTTO HARRASSOWITZ
BUCHHANDLUNG-ANTIQ.
LEIPZIG

BLUMEN UND INSEKTEN

IHRE ANPASSUNGEN ANEINANDER UND IHRE GEGENSEITIGE ABHÄNGIGKEIT

VON

PROF. DR. O. VON KIRCHNER

MIT 159 ABBILDUNGEN
IM TEXT UND 2 TAFELN

BG

LEIPZIG UND BERLIN
DRUCK UND VERLAG VON B. G. TEUBNER
1911



VORWORT.

Die letzten Jahre haben uns eine ansehnliche Reihe von Darstellungen der wundervollen Einrichtungen gebracht, welche sich an den Blumen zur Herbeiführung der Befruchtung ausgebildet haben; Darstellungen, die bald in knapper Fassung eine erste Belehrung vermitteln wollen, bald durch farbenprächtige und selbst poetische Schilderung des Lebens der Blumen (Maeterlinck, Die Intelligenz der Blumen) auf weite Kreise anregend gewirkt haben. So ist in unserer Zeit, in der alle Fragen der Biologie mit Recht allgemeines Interesse finden, sicherlich auch für diesen Gegenstand auf Teilnahme bei zahlreichen, nicht nur aus den Fachleuten bestehenden Naturfreunden zu rechnen, und eine ausführlichere, sachlich eingehende und dem heutigen Stande unseres Wissens entsprechende Darlegung der Bestäubungseinrichtungen der Blumen, der von den Blumeninsekten für die Befruchtung geleisteten Dienste und der Anpassungen von Blumen und Insekten aneinander wird eine freundliche Aufnahme und Beachtung erwarten dürfen. Eine solche Darlegung ist in dem vorliegenden Buche versucht, das sich an alle wendet, denen die Deutung der Blumengestalten Freude und Genuß bereitet und eigene Beobachtungen Befriedigung gewähren, das aber durch mancherlei darin niedergelegtes Neue auch dem Fachmann nützlich werden möchte.

Die Auswahl aus dem fast unübersehbar reichen Stoff wurde so getroffen, daß alle wichtigeren Blumengruppen, soweit sie von Insekten besucht und befruchtet werden, Berücksichtigung fanden, und daß unter den speziellen Schilderungen solche bevorzugt wurden, über welche dem Verfasser eigene Erfahrungen zur Verfügung standen. Be-

sonderer Wert wurde darauf gelegt, die Blumeneinrichtungen nicht vom ausschließlich botanischen Standpunkt aus darzustellen, sondern auch die entomologische Seite der Beziehungen zwischen Blumen und Insekten zu ihrem Rechte kommen zu lassen. Außer den grundlegenden Werken von Sprengel, Darwin, Delpino, Hildebrand, H. Müller u. a. und der Zusammenstellung von Knuth, und außer der bis in die neueste Zeit verfolgten Spezialliteratur ist für die Behandlung der allgemeinen Verhältnisse in Kap. I—V und der Schlußfolgerungen in Kap. XIV—XVI vor allem das ausgezeichnete Buch von E. Loew: Einführung in die Blütenbiologie auf historischer Grundlage (Berlin, 1895) benützt worden.

Die angestrebte Verständlichkeit der Darstellung wird sehr wesentlich erleichtert werden durch die vom Verlag bewilligte Ausstattung des Buches mit reichlichen Abbildungen; sie sind fast alle vom Verfasser nach der Natur gezeichnet worden, und ihre Fertigstellung zur Vervielfältigung hat zum größten Teil Herr Dr. R. Kirchner, Assistent am botanischen Institut in Hohenheim, freundlichst besorgt, wofür ich ihm hier meinen besten Dank ausspreche.

Hohenheim, im Dezember 1910.

Der Verfasser.

INHALTSÜBERSICHT

KAPITEL I.

EINFÜHRUNG.

Liebliche Rätsel sind die Blumen für jeden, der sich nicht damit begnügt, die unerschöpfliche Mannigfaltigkeit ihrer Erscheinung, den zarten Schmelz und die leuchtende Pracht ihrer Farben, die Zierlichkeit und Anmut, oder auch die bisweilen sonderbaren, ja phantastischen Formen ihrer Gestalten zu bewundern und sich an ihnen zu erfreuen, sondern der nach Sinn und Nutzen all dieses Gepränges, dieser Buntheit und Schönheit frägt. Geheimnisse bergen die Blumen, die sie in ihrem kurzen und schweigsamen Dasein nicht leicht verraten, die zu belauschen und zu entschleiern nur dem gelingt, der mit Verständnis für ihr Wesen Geduld und Hingebung genug vereint, um einer jeden Blumenart Schicksale von ihrer Entfaltung bis zum Verblühen in freier Natur, am heimischen Standort, inmitten ihrer Umwelt zu verfolgen. Dann wird der Beobachter, erst wohl mit Überraschung, nachher mit steigender Spannung und endlich mit jener tiefen Befriedigung, wie sie die Lösung aller, vornehmlich aber der von der Natur uns gestellten Probleme mit sich bringt, die Entdeckung machen, daß die Blumen unsrer Heimat in harmonischen Wechselbeziehungen zu den Insekten stehen, deren Besuche sie erhalten, daß sie von jenen, denen sie als Entgelt Speise und Trank darbieten, befruchtet werden, und daß all die unzähligen Verschieden heiten in Bau und Größe, in Form und Farbe, in den Entwicklungs- und Zahlverhältnissen der Blüten, die von der beschreibenden Botanik schon längst beobachtet und verzeichnet worden sind, sich als nutzbringende, auf das Endziel einer erfolgreichen Befruchtung ausgehende Einrichtungen

und Werkzeuge verstehen lassen. Es kommt nur darauf an, zu beachten, in welcher Weise die in einer Blume vereinigten Organe von den zum Besuche herbeigelockten Insekten berührt, benützt und ausgebeutet, und wie auf der andern Seite die Blumengäste während ihrer selbstsüchtigen Beschäftigung dem überaus wichtigen Vorgange der Befruchtung der Blüte dienstbar gemacht werden. Körperbau, Benehmen und Gewohnheiten der Blumeninsekten zu kennen, ist natürlich für das Verständnis ihres Wirkens im Leben der Blumen von derselben Bedeutung, wie die Kenntnis vom Bau und der Lebensaufgabe der Blüten und ihrer einzelnen Organe; darum soll hier zunächst eine Einführung sowohl in den botanischen wie in den entomologischen Teil unsrer Aufgabe geboten und darauf die eingehendere Darstellung der Beziehungen zwischen Blumen und Insekten aufgebaut werden.

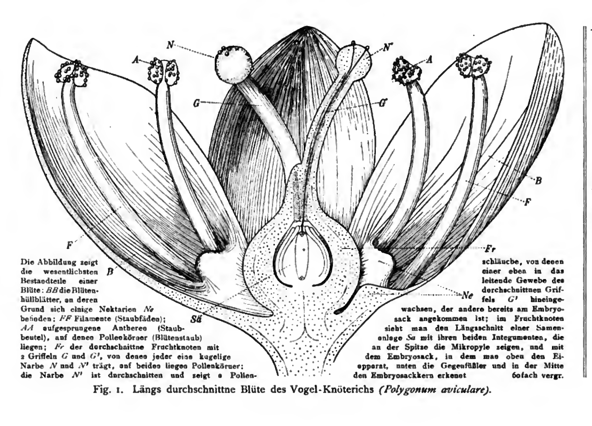
Für die biologischen Wissenschaften war ein Verständnis dieser Beziehungen erst ermöglicht, nachdem über den Bau der Befruchtungsorgane und über den Vorgang der Befruchtung bei den Blütenpflanzen hinreichende Klarheit verbreitet worden war; und da dies noch nicht sehr lange der Fall ist, so konnte sich auch die Lehre von den Lebenserscheinungen der Blüten, die Blütenökologie oder Blütenbiologie, insbesondere die Lehre von der Mithilfe der Insekten bei der Befruchtung der Blumen, erst in neuerer Zeit entwickeln.

Als Begründer der Erkenntnis der Sexualorgane und der Sexualvorgänge in den Blüten darf der Tübinger Professor R. J. Camerarius (1665—1721) bezeichnet werden, da er durch Versuche, die er im Jahre 1694 namentlich an Pflanzen mit eingeschlechtigen Blüten ausführte, den Nachweis lieferte, daß zur Hervorbringung wohl ausgebildeter Samen stets die Zusammenwirkung jener zweierlei Blütenorgane notwendig ist, die wir jetzt Stempel und Staubblätter nennen und als wesentlichste Bestandteile aller Blüten kennen. Erst allmählich setzte sich diese wohl-

begründete Anschauung durch und gelangte besonders dadurch zu allgemeinerer Anerkennung, daß sich auch Linné ihr anschloß, dessen bekanntes künstliches Pflanzensystem (von 1735) ja vornehmlich auf die Merkmale jener beiderlei Blütenorgane gegründet ist. Von Linné stammen auch die in der Folgezeit allgemein üblich gewordenen wissenschaftlichen lateinischen Bezeichnungen für die männlichen und weiblichen Blütenorgane und ihre Bestandteile (vgl. Fig. 1) her, nämlich:

Stamen = Staubblatt (Staubgefäß), bestehend aus:
  Filamentum = Staubfaden (Fig. 1 *F*) und
  Anthera = Staubbeutel (Fig. 1 *A*);
Pistillum = Stempel, mit seinen Teilen:
  Germen = Fruchtknoten (Fig. 1 *Fr*),
  Stylus = Griffel (Fig. 1 *G*),
  Stigma = Narbe (Fig. 1 *N*).

Um dieselbe Zeit bereits wurde auch festgestellt, worin jene von Camerarius nachgewiesene Zusammenwirkung von Staubblatt und Stempel bei der Hervorbringung von Samen beruht: man hatte gefunden, daß der Staubbeutel sich öffnen und etwas von dem in seinem Innern enthaltenen Blütenstaub oder Pollen (Fig. 1 *A*) auf das Empfängnisorgan des Stempels, die Narbe, übertragen werden muß, um die Bildung von Frucht und Samen einzuleiten. Auf diesem Stande befand sich die Kenntnis von den Lebensvorgängen in der Blüte etwa in der Mitte des 18. Jahrhunderts; aber der eigentliche Vorgang der Befruchtung der in den Samenanlagen im Fruchtknoten verborgenen weiblichen Zellen und der Entstehung eines Keimlinges aus einer solchen blieb noch lange rätselhaft. Ja man muß von einem Rückschritt in der Forschung sprechen, wenn man hört, daß noch in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts von verschiedenen Seiten die Geschlechtlichkeit der Pflanzen überhaupt allen Ernstes geleugnet wurde. Doch machte zu dieser Zeit die Erforschung der männlichen und weiblichen Blütenorgane durch anatomisch-mikro-



Die Abbildung zeigt die wesentlichsten Bestandteile einer Blüte: *BB* die Blütenhüllblätter, an deren Grund sich einige Nektarien *Ne* befinden; *FF* Filamente (Staubfäden); *AA* aufgesprungene Antheren (Staubbeutel), auf denen Pollenkörner (Blütenstaub) liegen; *Fr* der durchschnittne Fruchtknoten mit 2 Griffeln *G* und *G'*, von denen jeder eine kugelige Narbe *N* und *N'* trägt, auf beiden liegen Pollenkörner; die Narbe *N'* ist durchschnitten und zeigt 2 Pollenschläuche, von denen einer eben in das leitende Gewebe des durchschnittnen Griffels *G'* hineingewachsen, der andere bereits am Embryosack angekommen ist; im Fruchtknoten sieht man den Längsschnitt einer Samenanlage *Sa* mit ihren beiden Integumenten, die an der Spitze die Mikropyle zeigen, und mit dem Embryosack, in dem man oben den Eiapparat, unten die Gegenfüßler und in der Mitte den Embryosackkern erkennt 60fach vergr.

Fig. 1. Längs durchschnittne Blüte des Vogel-Knöterichs *(Polygonum aviculare).*

skopische Untersuchungen erhebliche Fortschritte, und von weittragender Bedeutung wurde die von B. G. Amici im Jahre 1823 veröffentlichte Entdeckung der Veränderungen, welche der auf die Narbe gelangte Pollen (Fig. 1 bei *N* und *N'*) dort erleidet. Während man nämlich bis dahin sich die Meinung gebildet hatte, daß auf der Narbe die Zellen, aus denen der Blütenstaub besteht, die Pollenkörner, sich öffneten und ihren Inhalt austreten ließen, der sich dann mit der Feuchtigkeit vermische, die von der Narbe ausgesondert wird, und daß die Mischung dieser beiden Flüssigkeiten zum Zweck der Befruchtung zu den Samenanlagen geleitet werde, zeigte Amici, daß die auf der Narbe liegenden Pollenkörner dort keimen und in einen Pollenschlauch auswachsen. Später gelang es demselben Forscher (i. J. 1830), das Weiterwachsen des Pollenschlauches von der Narbe durch den Griffel bis in die Höhlung des Fruchtknotens zu verfolgen und zu sehen, wie er sich mit seinem Ende dort an eine Samenanlage anschmiegte (Fig. 1 bei *G'*). Auch der feinere Bau der Samenanlagen (Fig. 1 *Sa*) war inzwischen bereits einigermaßen bekannt geworden. Man wußte, daß sie außen von zwei hautartigen Hüllen, den Integumenten, überzogen werden, und daß diese einen innern Gewebekern umschließen, welcher eine Zelle von ungewöhnlicher Größe, den Embryosack, enthält. An den Hüllen der Samenanlage hatte man eine kanalartige Durchbohrung, die Mikropyle, bemerkt, die einen Zugang zu der Gegend des Embryosackes vermittelt, und endlich hatte man feststellen können, daß die Bildung des Keimlinges im Innern des Embryosackes vor sich geht. Von welcher Beschaffenheit jedoch die erste Anlage für den Keimling vor der Befruchtung sei, und welche Rolle das an der Mikropyle eintreffende Ende des Pollenschlauches beim Befruchtungsakt spiele, darüber herrschten Meinungsverschiedenheiten, die in den vierziger und fünfziger Jahren des vorigen Jahrhunderts sich bis zu einem tobenden Streit zwischen den angesehensten Pflanzenanatomen steigerten. Beobachtungen standen gegen Beobachtungen, die Deutungen

des Gesehenen widersprachen einander aufs schärfste. Endlich brachten die sorgfältigen Untersuchungen von Amici, H. v. Mohl, W. Hofmeister, L. Radlkofer u. a. die Entscheidung. Es ergab sich, daß im Scheitelende des Embryosackes sich vor dem Eintreffen des Pollenschlauches eine nackte Zelle ausgebildet hat, das damals sog. Keimbläschen, heute als Eizelle bezeichnet, und daß diese dadurch befruchtet wird, daß aus dem Ende des bis zur Berührung mit ihr fortgewachsenen Pollenschlauches etwas von dessen Inhalt zu ihr übertritt. Die befruchtete Eizelle bildet den Anfang für den sich weiter entwickelnden Keimling, der am reifen Samen dessen wichtigsten Bestandteil ausmacht.

Jetzt erst durfte das, was schon mehr als hundert Jahre früher angenommen worden war, als wissenschaftlich festgestellte Tatsache gelten, daß nämlich der Stempel in der Blüte mit den im Innern des Fruchtknotens eingeschlossenen Samenanlagen das weibliche Organ der Blütenpflanzen (genauer gesagt der Angiospermen) vorstellt, und daß die Staubblätter mit ihrem im Staubbeutel enthaltenen Pollen die männlichen Organe sind. Auch die feinere anatomische Struktur dieser beiderlei Blütenteile wurde immer genauer bekannt: Hofmeister zeigte, daß die Eizelle vor ihrer Befruchtung immer von zwei ihr ähnlichen nackten Zellen, den Gehilfinnen, begleitet ist, und daß dieser im Scheitel des Embryosackes liegenden Gruppe von drei Zellen in seinem Grunde eine ebenfalls dreizellige entspricht, die man als Gegenfüßler bezeichnet hat; ferner wurde durch zahlreiche anatomische Untersuchungen der Bau der Antheren, die Ausbildung der Pollenkörner und deren mannigfaltige Gestalt- und Strukturverhältnisse im einzelnen klargelegt — Untersuchungen, welche die Übereinstimmungen und Analogien zwischen den Geschlechtsapparaten der Blütenpflanzen und der höheren Sporenpflanzen in überraschendster Weise ans Licht brachten, die aber auch mit unsrer Aufgabe in nahem Zusammenhang stehen.

Volle Klarheit über den ganzen Befruchtungsvorgang bei den Blütenpflanzen wurde freilich erst in einer noch späteren Zeit, besonders durch die ausgezeichneten Untersuchungen von E. Strasburger (seit 1879), S. Nawaschin (seit 1898) und L. Guignard (seit 1899) verbreitet, nachdem die Forschungen der Zoologen über die feineren Vorgänge bei der tierischen Befruchtung die Wege gewiesen hatten. Alle diese Untersuchungen enthüllten eine so weit gehende Übereinstimmung in allen Einzelheiten, die sich bei dem Verhalten der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen vor, bei und nach dem Befruchtungsakt innerhalb der verschiedensten Verwandtschaftskreise der Tiere und der Pflanzen abspielen, daß sich der Gedanke nicht abweisen läßt, es müsse sich hier um Erscheinungen von fundamentaler Bedeutung im ganzen Bereiche der Lebewesen handeln.

Als wesentlichsten Vorgang bei der Vereinigung der beiderlei Sexualzellen zum Zweck der Befruchtung dürfen wir die Verschmelzung ihrer beiderseitigen Zellkerne ansehen; sie führt dazu, daß die befruchtete weibliche Zelle einen Zellkern besitzt, der aus den vereinigten Substanzen des ursprünglichen weiblichen und des hinzugetretenen männlichen Sexualkernes besteht, welch letzterer bei den Blütenpflanzen im wachsenden Pollenschlauch zur Eizelle hin befördert worden ist. Das reife und im Blütenstaub ausgestreute Pollenkorn enthält nämlich in seinem aus dichtem Protoplasma und einigen Reservestoffen bestehenden Inhalt neben einem früher oder später zugrunde gehenden (vegetativen) Kern noch einen zweiten, der während des Fortwachsens des Pollenschlauches sich in zwei gleiche Spermakerne teilt; einer von diesen beiden ist es, der in dem Augenblick, wo das Pollenschlauchende sich in unmittelbarer Nähe des Eiapparates öffnet, zur Eizelle übertritt und mit ihrem Kern, dem Eikern, verschmilzt. Das Produkt dieser Vereinigung wird nun als Keimkern, die befruchtete weibliche Zelle als Keimzelle bezeichnet. Sie liefert in ihrer weiteren Fortentwicklung schließlich den Keimling oder Embryo,

der sich nach der Keimung des Samens zu einem neuen Pflänzchen von der Art der Mutterpflanze entfaltet. Die Keimzelle muß demnach bereits die Anlagen für die spätere spezifische und charakteristische Weiterentwicklung in sich schließen, oder mit andern Worten, die Merkmale, die von den Eltern auf die Nachkommenschaft vererbt werden, müssen ihrer stofflichen Grundlage nach schon in der Keimzelle vorhanden sein. Die Erfahrung lehrt nun, daß sowohl väterliche wie mütterliche Eigenschaften, in der Regel zu gleichen Anteilen, auf die Kinder vererbt werden, eine Beobachtung, die sich in besonderer Klarheit dann machen läßt, wenn die beiden Eltern in auffälligeren Merkmalen voneinander abweichen, wenn sie z. B. zwei verschiedenen Arten derselben Gattung angehören. Die aus einer solchen Befruchtung hervorgehenden Nachkommen werden Bastarde genannt; sie wurden im Pflanzenreich zuerst durch J. G. Kölreuter (1733—1806) vom Jahre 1760 an vermittelst künstlicher Befruchtungen aus Arten von verschiedenen Gattungen, wie *Nicotiana*, *Verbascum*, *Dianthus*, *Digitalis*, *Mirabilis* u. a., absichtlich erzeugt, und auf ihre Merkmale genau untersucht; in jüngster Zeit sind sie aufs neue Gegenstand eifrigster Forschungen gewesen, weil die an ihnen zutage tretenden Gesetzmäßigkeiten der Mischung der elterlichen Merkmale sich als ein wichtiges Hilfsmittel zur Erkenntnis der Vererbungsgesetze herausgestellt haben.

Der Tatsache, daß also in der Nachkommenschaft die Eigenschaften der Eltern vereinigt auftreten, entspricht die vorher erwähnte Feststellung, daß der Kern der Keimzelle, mit der die Entwicklung des Tochterorganismus anhebt, aus den miteinander vereinigten Substanzen des Eikernes und des Spermakernes besteht. Was liegt nun näher als die Annahme, daß die stoffliche Grundlage zu den erblichen Eigenschaften in den beiden Sexualkernen ihren Sitz hat? Wir dürfen sogar, auf dem Boden der beobachteten Tatsachen fußend, noch einen Schritt weiter gehen. Wie alle Zellkerne, so zeigen auch die Kerne der männlichen und

weiblichen Geschlechtszellen eine sehr bezeichnende feinere Struktur: sie lassen innerhalb des zarten, sie nach außen hin abgrenzenden Häutchens eine dichtere Substanz erkennen, die in Gestalt von durcheinander gewirrten, vielfach aneinander hängenden Fäden eine schwammig-netzige Masse, das sog. Kerngerüst, bildet. Diese Fäden werden zu der Zeit, wo die Kerne sich zu ihrer Vermehrung durch Zweiteilung anschicken, deutlicher, indem sie sich entwirren und verdicken; sie treten dann als gebogene, scharf umgrenzte Kernfadenstücke in Erscheinung und werden in diesem Zustande als Chromosomen bezeichnet. Im weiteren Fortgange der Kernteilung erleidet jedes Chromosom der Länge nach eine Spaltung in zwei Hälften, und diese weichen in einer solchen Weise auseinander, daß die eine Hälfte dem einen, die andere dem andern Tochterkern zugeteilt wird. Auf diesem Wege wird also eine außerordentlich gleichmäßige Verteilung der Substanz der Chromosomen auf die beiden Tochterkerne erzielt, und während der ganzen vegetativen Entwicklung einer Pflanze wiederholt sich dieser Vorgang in immer gleicher Weise. So kommt es, daß alle Zellkerne eines pflanzlichen und ebenso auch eines tierischen Organismus bei ihren Teilungszuständen die gleiche, für jede Art charakteristische Anzahl von Chromosomen hervortreten lassen, bis mit dem Augenblick, wo die Geschlechtszellen angelegt werden, hierin eine merkwürdige Veränderung Platz greift. Bei den Blütenpflanzen tritt diese Wandlung in den noch jugendlich unentwickelten Sexualorganen ein, und zwar einerseits bei der Anlage der Mutterzelle des Embryosackes, anderseits bei derjenigen der Pollenmutterzellen. Sie besteht in einer Verminderung der Chromosomenzahl der Kerne auf die Hälfte der ursprünglichen und wird bis zur Ausbildung der Sexualkerne beibehalten. So kommt es, daß sowohl die 8 Abkömmlinge des Kernes der Embryosackmutterzelle, nämlich die Kerne von Eizelle, Gehilfinnen, Gegenfüßlern und die beiden später verschmelzenden „Polkerne" des Embryosackes, wie auch die beiden

Kerne des Pollenkornes und später die zwei aus dem überlebenden Kern hervorgegangenen Spermakerne, die auf die Hälfte verringerte (haploide) Chromosomenzahl enthalten. Wenn nun, wie vorher geschildert, bei der Befruchtung der eine der beiden Spermakerne mit dem Eikern verschmilzt, so wird in dem Produkt dieser Vereinigung, dem Keimkern, die ursprüngliche normale (diploide) Zahl der Chromosomen wiederhergestellt, und zwar stammen sie zur Hälfte von den Chromosomen des männlichen, zur andern Hälfte von denen des weiblichen Kernes her.

Der Vollständigkeit halber sei hier bemerkt, daß der zweite im Ende des Pollenschlauches fortbewegte Spermakern bei der Befruchtung ebenfalls in den Embryosack übertritt, sich zu dem aus der Vereinigung der beiden Polkerne gebildeten „sekundären" Embryosackkern hin begibt und durch seine Verschmelzung mit ihm, ähnlich wie der andere Spermakern in der Eizelle, den Anstoß zu einer Fortentwicklung gibt, die in wiederholten Teilungen des befruchteten Embryosackkernes, und im weiteren Verlauf in der Bildung des Endosperms ihren Ausdruck findet. Die übrigen Zellen, die vor der Befruchtung im Embryosack entstanden waren, die Gehilfinnen und die Gegenfüßler, fallen nach Vollzug der „doppelten" Befruchtung früher oder später der Zerstörung anheim.

War nun auf Grund der älteren Beobachtungen die Annahme berechtigt, daß in den beiden Sexualkernen irgendwie die stoffliche Grundlage für die Vererbungserscheinungen liegen müsse, so dürfen wir jetzt noch bestimmter die Chromosomen als die hauptsächlichsten, wenn auch vielleicht nicht alleinigen Träger der Erbsubstanz, und gewisse in ihnen eingelagerte, gesetzmäßig angeordnete, kleinste körnerartige Gebilde als Gruppen von erblichen Anlagen auffassen. Die Vererbungslehre nimmt mit guten Gründen, die hier nicht weiter entwickelt werden können, an, daß die feinste molekulare Struktur der erblichen Anlagen und damit der Chromosomen selbst im Laufe der aufeinander folgenden Gene-

rationen sich ändern und durch äußere Lebensbedingungen beeinflußt werden könne; sie sieht hierin den ersten Anlaß zu den bei der Entwicklung der Tiere und Pflanzen zutage tretenden Abänderungen geringeren oder bedeutenderen Betrages. Deshalb erblicken wir in der Vereinigung der Chromosomen der beiden Sexualkerne einerseits zwar eine Erklärung für die Übertragung der erblichen Eigenschaften von beiden Eltern auf den Tochterorganismus, aber wir dürfen außerdem darin auch ein Mittel zur Ausgleichung kleiner Abweichungen in den Merkmalen der Art und zur Erzielung neuer Eigenschaften erkennen, je nachdem die nicht abgeänderten und die abgeänderten Erbanlagen sich in der Keimzelle kombinieren. Unter je verschiedenartigeren Bedingungen die elterlichen Organismen gelebt haben, deren Geschlechtszellen bei der Befruchtung zusammentreten, desto größere Abweichungen voneinander werden ihre Erbanlagen erfahren können, und desto mehr wird das Erscheinen neuer Eigenschaften bei der Nachkommenschaft gefördert werden. Die Fähigkeit aber, in der Nachkommenschaft abzuändern, ist die vornehmste Bedingung zu einer Weiterentwicklung, einer allmählichen Vervollkommnung der Organismen, ist die Grundlage, auf der sich jede Deszendenzlehre aufbaut.

So bietet die geschlechtliche Fortpflanzung den Lebewesen in der Aufeinanderfolge der Generationen Vorteile, die der ungeschlechtlichen Vermehrung, wie sie im Pflanzenreiche, vermittelt durch Ausläufer, Ableger, Knollen, Zwiebeln u. ä., so häufig vorkommt, und bei der die Erbsubstanz eines einzigen Individuums im wesentlichen unverändert auf die Nachkommen übergeht, nicht innewohnen. Darwin hatte, gestützt auf eine überwältigende Menge von Beobachtungen und Versuchen, diese Zusammenhänge gewissermaßen vorausgeahnt, wenn er (The effects of cross- and self-fertilisation in the vegetable kingdom. 1876) sagt: Die Sexualelemente müssen für die erfolgreichste Befruchtung in einem gewissen — nicht zu großen und nicht zu geringen — Maße

voneinander verschieden sein, doch ist der über diese Verschiedenheit gebreitete Schleier noch nicht gelüftet; „er wird es auch nicht eher, als bis wir sagen können, warum es wohltätig ist, daß die Sexualelemente in einer gewissen Ausdehnung verschiedenartig sein müssen." Seit jener Zeit hat die Wissenschaft mit großem Erfolg daran gearbeitet, den Schleier zu lüften, wenn auch manches Rätsel seiner Lösung noch harrt.

Die vorstehenden Betrachtungen, die sich auf eine kurze Erläuterung der wichtigsten Punkte der Befruchtungs- und Vererbungslehre beschränken mußten, ohne das vollständige Beweismaterial dafür beibringen zu können, waren an dieser Stelle notwendig, weil ohne sie ein volles Verständnis der Beziehungen zwischen Blumen und Insekten und der Befruchtungstätigkeit dieser an jenen nicht erreicht werden könnte.

KAPITEL II.

DIE BESTÄUBUNG UND IHRE VERSCHIEDNEN FORMEN.

Die notwendige Voraussetzung für alle jene Vorgänge, die sich bei der Befruchtung der Blütenpflanzen abspielen, ist die, daß die Narbe des weiblichen Organes mit geeignetem Pollen belegt wird. Diesen Akt bezeichnet man als Bestäubung. Sie ist, wie sich aus der früheren Darstellung ergibt, nach Ort und Zeit von der eigentlichen Befruchtung verschieden, die sich im Innern des Fruchtknotens am Eiapparat des in der Samenanlage verborgenen Embryosackes vollzieht. Wenn aber die Bestäubung auch die unerläßliche Bedingung für die Befruchtung ist, so soll damit keineswegs gesagt sein, daß sie immer zu einer solchen führen müsse. Denn nicht jeder beliebige Pollen ist, auf irgendeine Narbe gebracht, imstande, normale Pollenschläuche zu entwickeln, die bis zur Samenanlage wachsen und dort die Befruchtung der Eizelle vermitteln können, sondern im allgemeinen nur solcher Pollen, der von derselben oder einer nahe verwandten Pflanzenart abstammt, und auch dieser, wie wir später sehen werden, nicht unter allen Umständen.

In welcher Weise geht nun die Bestäubung, die Übertragung von wirksamem Blütenstaub auf eine geschlechtsreife Narbe, vor sich? Die Beantwortung dieser Frage scheint so selbstverständlich, daß die alten Botaniker es kaum der Mühe für wert hielten, sie auch nur aufzuwerfen, und doch ist es gerade die Grund- und Hauptfrage unserer ganzen Untersuchung. In den Zwitterblüten, so meinte man früher, welche die weit überwiegende Mehrzahl aller Blüten ausmachen, und in denen ja Stempel und Staubblätter einander

unmittelbar benachbart sind, falle beim Aufplatzen der Staubbeutel in der Regel ganz von selbst der Pollen so heraus, daß er die nahe Narbe treffe und bestäube. Allenfalls seien dabei Insekten, deren häufige Besuche an den Blüten man wohl bemerkt hatte, oder Windstöße gelegentlich behilflich, indem die von ihnen hervorgerufenen Erschütterungen das Herausfallen des Pollens beförderten; bisweilen würden auch eigene Bewegungen von den Geschlechtsorganen oder andern Blütenteilen ausgeführt, um den Transport von Pollen auf die in derselben Zwitterblüte stehende Narbe zu vermitteln. Für die eingeschlechtigen Blüten, wo der Pollen aus einer männlichen Blüte entfernt und auf die Narbe einer weiblichen Blüte übertragen werden muß, die sich bei den einhäusigen Pflanzen auf demselben Individuum, bei den zweihäusigen auf einem andern, vielleicht weit entfernten Pflanzenstock befindet, nahm man lediglich die Mitwirkung des Windes in Anspruch. Man war demnach der Ansicht, daß in Zwitterblüten regelmäßig die Narbe durch solchen Pollen bestäubt werde, der aus Staubblättern derselben Blüte herstammte, eine Bestäubungsform, die später als Selbstbestäubung oder Autogamie bezeichnet worden ist.

Aber bereits im Jahre 1761 beschrieb der früher genannte J. G. Kölreuter, der auch zahlreiche Fälle von Autogamie und von Pollenübertragung auf die Narbe durch Vermittlung des Windes beobachtet hat, eine Anzahl von Blüten, deren Bestäubung auf keine andere Weise zustande kommen kann, als durch die Tätigkeit von Insekten, welche die Blüten besuchen, sich dabei mit Blütenstaub beladen und diesen auf den Narben anderer Blüten absetzen. Derartige Bestäubungen stellte Kölreuter z. B. an den eingeschlechtigen Blüten der kürbisartigen Pflanzen und der Mistel, aber auch an den Zwitterblüten der Schwertlilien und Malven fest. Eine noch viel reichere Fülle von Beobachtungen über die Art und Weise, wie in der freien Natur die Bestäubung durch Beihilfe der die Blumen besuchenden Insekten stattfindet, ist in dem berühmten Buche von Christian Conrad Sprengel

niedergelegt, welches den Titel: Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen (Berlin, 1793) führt und in der Regel als Ausgangspunkt der modernen Blütenökologie angesehen wird. Sprengel deckte eine ganze Reihe von Einrichtungen im Bau und in der Entwicklungsweise der Blüten und ihrer Einzelorgane auf, welche die Übertragung des Pollens auf die Narbe derselben Blüte verhindern oder wenigstens erschweren und welche oft die Blüten zur Unfruchtbarkeit verurteilen würden, wenn nicht Insekten den Dienst der Bestäubung verrichteten. So fand er zahlreiche Fälle des von ihm „Dichogamie" genannten Verhältnisses auf, dessen Wesen darin liegt, daß sich in einer Zwitterblüte männliche und weibliche Organe nicht gleichzeitig zur Geschlechtsreife entwickeln und funktionsfähig werden, sondern entweder die männlichen oder die weiblichen dem anderen Geschlecht in einer solchen Weise vorauseilen, daß die Blüte tatsächlich einer eingeschlechtigen gleich zu achten ist. Auch solche Blüten hat Sprengel beschrieben und in ihren Bestäubungseinrichtungen beobachtet, in denen zwar beiderlei Geschlechtsorgane vorhanden und auch gleichzeitig entwickelt sind, aber eine derartige Lage zueinander einnehmen, daß ohne fremde Hilfe niemals Pollen auf die benachbarte Narbe gelangen kann.

Im Laufe der Zeit wurden noch viele weiteren Erfahrungen bekannt, die bewiesen, daß in gewissen Fällen Selbstbestäubung innerhalb einer Blüte von geringem oder selbst gar keinem Erfolg hinsichtlich der Ausbildung von Samen ist, daß dagegen die Blüten derselben Pflanze reichliche Samen ansetzten, wenn ihre Narben mit Pollen aus einer anderen Blüte derselben Spezies belegt worden waren, wenn also eine Fremdbestäubung oder Allogamie stattgefunden hatte. Besonderen Eindruck machte die von Fritz Müller (im Jahre 1868) aus Brasilien mitgeteilte Beobachtung, wonach bei den Arten mehrerer verschiedenen *Orchideen*-Gattungen der Pollen derselben Blüte oder selbst getrennter Blüten desselben Pflanzenstockes wie tödliches Gift auf

die Narbe einwirkt; so tritt z. B. bei der Gattung *Notylia* nach Selbstbestäubung gar keine Bildung von Pollenschläuchen auf der Narbe ein, nach etwa zwei Tagen sind die Pollenmassen und die Narbenfläche schwarz gefärbt, und bald darauf fallen die Blüten ab. Man faßt jetzt die verschiedenartigen Erscheinungen, welche darin übereinstimmen, daß Autogamie von gar keiner oder nur sehr geringer Fruchtbarkeit begleitet ist, mit dem Ausdruck Selbststerilität zusammen.

Derartige Beobachtungen bewiesen die Unhaltbarkeit jener älteren Ansicht, die in der Autogamie die normale und ausreichende Bestäubungsweise der Zwitterblüten erblickte; ja man durfte ihr gegenüber mit Recht die Frage aufwerfen, wozu denn die Zwitterblüten zur Zeit der Reife ihrer Sexualorgane sich überhaupt öffneten, wozu Blütenstaub und Narben den Einwirkungen der Außenwelt ausgesetzt würden, wenn es sich nur darum handelte, jene beiden miteinander in Berührung zu bringen und Autogamie herbeizuführen. Dieses Ziel wäre offenbar sehr leicht zu erreichen, wenn die Blüten unscheinbar und knospenartig geschlossen blieben, die männlichen und weiblichen Organe also in so enger Haft gehalten würden, daß sie sich der Einwirkung aufeinander gar nicht entziehen könnten; daß aber ein so vereinfachter Weg zur Erzielung der Bestäubung im Bereich der Möglichkeit liegt, das beweisen die der ausschließlichen Autogamie dienenden, später zu besprechenden „kleistogamen" Blüten. So wurde bereits Sprengel durch seine Erfahrungen zu der Überlegung geführt: „die Natur scheine es nicht haben zu wollen, daß irgendeine Blume durch ihren eigenen Staub befruchtet werden solle." Mit einer solchen Anschauung war indessen der exakten Naturforschung nicht gedient; deshalb wurde ein Verständnis für die Bedeutung der so häufigen und oft mit großer Umständlichkeit verwirklichten Fremdbestäubung erst dadurch angebahnt, daß man sich auf den Boden der von A. Knight (1799) herrührenden Theorie stellte, wonach „keine Pflanze sich auf die Dauer vieler Generationen

selbst befruchte". Dieses „Knightsche Gesetz" wurde später von Darwin so gefaßt: es könne kein Organismus eine unbegrenzte Anzahl von Generationen hindurch sich selbst befruchten, sondern bedürfe wenigstens ab und zu der Kreuzung mit getrennten Individuen. Die Beobachtungen, welche Darwin über die Befruchtungsweise der *Orchideen*, ferner der *Papilionaceen*, *Fumariaceen* u. a. machte, lehrten eine Fülle von Einzelfällen kennen, in denen Selbstbestäubung entweder, und zwar manchmal durch die sonderbarsten Mittel, verhindert wird, oder, wenn sie stattfindet, nicht zu normaler Samenproduktion führt. Sie berechtigten diesen ausgezeichneten Forscher zu dem Schlusse, daß die Natur beständige Selbstbefruchtung in ausdrücklichster Weise verabscheue.

In der folgenden Zeit legten manche Botaniker, die sich mit diesen Fragen beschäftigten, dem Ausdruck „beständig" nicht das ihm zukommende Gewicht bei, beschrieben mit einer unverkennbaren Vorliebe solche Fälle, in denen Autogamie unmöglich oder unwirksam ist, und bewiesen eine Überschätzung der Fremdbestäubung, wenn sie kurzweg ein Gesetz der „vermiedenen Selbstbestäubung" aufstellten. Denn dabei kam die ebenfalls durch Beobachtungen gesicherte Tatsache nicht zu ihrem Recht, daß doch Autogamie sehr häufig stattfindet, ja daß manche Pflanzenarten sich zweifellos ganz regelmäßig durch Selbstbefruchtung fortpflanzen, ohne in ihrer Entwicklung irgendwelche ungünstigen Folgen der dauernden Selbstbestäubung zutage treten zu lassen. In Wirklichkeit verhalten sich die verschiedenen Arten der Blütenpflanzen in der Ausbildung und Verwendung jener beiden Bestäubungsformen der Autogamie und der Allogamie höchst mannigfaltig; sie stellen eine fortlaufende Reihe dar, an deren Anfang die eine und an deren Ende die andere Bestäubungsform herrscht, während beide im mittleren Teil der Reihe einander mehr oder weniger das Gleichgewicht halten. Auf der einen Seite kann sich das Überwiegen der Allogamie bis zur absoluten Alleinherrschaft, also bis zur

Unterdrückung der Autogamie steigern, dagegen ist ausschließliche Autogamie ohne die Möglichkeit des Eintrittes von Allogamie nach unseren bisherigen Erfahrungen eine höchst seltene, sicher nur ausnahmsweise vorkommende Erscheinung. Es wurde zwar allmählich eine beträchtliche Zahl von Pflanzenarten bekannt, in deren Blüten Autogamie regelmäßig stattfindet, und zu einer durchweg reichlichen Bildung von Früchten und Samen führt; aber mit sehr wenigen Ausnahmen besitzen diese Pflanzen, die man als selbstfertil bezeichnet, Blüten, die sich in normaler Weise öffnen und damit wenigstens für die Möglichkeit der Allogamie den Weg frei halten, wenn auch noch nicht in allen Einzelfällen bekannt ist, in welchem Maße und mit welchem Erfolg er beschritten wird. Allerdings kennt man auch nicht wenige Pflanzen mit Blüten, die immer knospenartig geschlossen bleiben und in denen, meist unter erheblicher Reduktion der Blütenorgane nach Größe und Zahl, ausschließlich Selbstbestäubung mit nachfolgender voller Fruchtbarkeit eintritt. Auch diese kleistogam blühenden Pflanzen haben aber fast alle nicht vollständig auf die Allogamie verzichtet, denn sie bringen außer den kleistogamen Blüten auch noch solche hervor, die in der gewöhnlichen Weise aufblühen und in denen Allogamie ermöglicht ist: ein sprechendes Zeugnis dafür, daß die Produktion offner, äußeren Einflüssen zugänglicher Blüten einem wichtigen Lebensbedürfnis entgegenkommt. So verhalten sich z. B. die meisten Veilchenarten (Fig. 112), *Oxalis acetosella, Lamium amplexicaule* (Fig. 100), *Oryza clandestina, Juncus bufonius* u. a. Nur sehr wenige Fälle haben sich dagegen feststellen lassen, in denen eine Pflanzenart ausschließlich kleistogame Blüten erzeugt, der Allogamie also gar keinen Raum mehr gewährt: außer einigen exotischen Arten aus der Familie der *Anonaceen* und der *Rubiaceen*-Gattung *Myrmecodia* wären hier einige wenige Gräser zu nennen, wie *Festuca Danthonii* und besonders die dichtährigen Formen der zweizeiligen Gerste (*Hordeum distichum* var. *erectum* und var. *zeocrithum*). Auch diese Aus-

nahmen von der Regel, daß Fremdbestäubung in den Blüten mindestens ermöglicht erscheint, werden als besondere Lebenserscheinungen verständlich, wenn wir erfahren, daß sogar solche Blütenpflanzen sich im Kampf ums Dasein behaupten konnten, welche die geschlechtliche Fortpflanzung überhaupt aufgegeben haben und sie durch Vermehrungsweisen ersetzen, bei denen im Laufe der Entwicklung des Individuums eine Kern- und Chromosomenverschmelzung niemals stattfindet. Solche Vermehrungsarten sind z. B. die habituelle Parthenogenese (d. h. die Entstehung eines Embryos aus einer unbefruchteten Eizelle) von *Taraxacum officinale*, *Hieracium*-Arten, *Antennaria alpina*, *Alchimilla*- und *Thalictrum*-Arten u. a., ferner die Apogamie, (d. h. Embryobildung aus unbefruchteten Zellen, die aus der Umgebung des Embryosackes in diesen hineingewachsen sind) von *Caelebogyne ilicifolia*, endlich die ausschließlich vegetative Vermehrung von *Lilium candidum*, *Lysimachia nummularia*, angebauten Kartoffeln u. a. Im allgemeinen darf man demnach andauernde Autogamie als einen Weg zur Hervorbringung von Samen ansehen, der von den Blütenpflanzen nur selten und gewissermaßen nur in äußerster Notwehr gegen ungünstige Lebensbedingungen beschritten wird.

Auf der anderen Seite, wenn wir den von der Allogamie besetzt gehaltenen Bezirk ins Auge fassen, bietet sich uns ein ganz anderes Bild. Fast ausnahmslos ist sie möglich, häufig tritt sie in reichlicher Ausdehnung, nicht selten ausschließlich ein. Oft wird sie auf einem umständlichen Wege, unter Aufbietung von sonderbaren, ja raffinierten Mitteln herbeigeführt; man gewinnt den Eindruck, es müsse für die Pflanze von besonderer Bedeutung, von erheblichem Vorteil sein, die Fremdbestäubung in den Blüten zu erreichen, denn sie treibt zu diesem Endziel einen gewissen Aufwand, scheut sozusagen dafür keine Anstrengungen. Dabei handelt es sich vorzugsweise um diejenige Form der Fremdbestäubung, welche eine Kreuzung getrennter Individuen zu Wege bringt und die man später als Kreuzbestäubung oder Xeno-

gamie von der Nachbarbestäubung oder Geitonogamie, der Bestäubung der Narbe mit Pollen einer anderen, aber auf demselben Pflanzenstock stehenden Blüte, unterschieden hat.

Lassen sich bestimmte Vorteile als Folgen der Kreuzbestäubung in der Tat nachweisen? Und stehen sie in richtigem Verhältnis zu dem Aufwand, den die Pflanze, um Kreuzbestäubung herbeizuführen, häufig machen muß? Der Beantwortung dieser Fragen widmete Ch. Darwin ein eigenes Werk voll der mühsamsten Untersuchungen und scharfsinnigsten Schlüsse, das im Jahre 1876 erschienene Buch über die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreiche. Auf den Inhalt dieses Werkes im einzelnen einzugehen, ist hier unmöglich; es muß genügen, seine wichtigsten Ergebnisse hervorzuheben. Darwin fand, daß im allgemeinen die aus gekreuzten Blüten entstandenen Nachkommen den aus nichtgekreuzten hervorgegangenen in verschiedenem Grade und in mannigfachen Beziehungen überlegen sind, nämlich an Größe und Gewicht, an Fruchtbarkeit und an konstitutioneller Kraft, d. h. an vermehrter Widerstandsfähigkeit gegen ungünstige Witterung, in bezug auf weniger leichtes Zugrundegehen in früher Jugend, nicht selten auch in früherem Eintritt der Geschlechtsreife usw. Von dieser Regel entdeckte jedoch Darwin selbst schon einige Ausnahmen (z. B. bei Erbsen und Tabak), welche bewiesen, daß in einzelnen Fällen die Selbstbefruchtung viele Generationen hindurch ohne Schädigung der Nachkommenschaft fortgesetzt werden kann. Aber eine weitere Bestätigung der günstigen Folgen der Kreuzung und des unvorteilhaften Einflusses der Selbstbefruchtung erbrachte Darwin dadurch, daß er zeigen konnte, wie Pflanzen, die sich längere Zeit durch allogame Befruchtung fortpflanzten, durch einen einzigen Akt der Selbstbefruchtung eine auffällige Schädigung erleiden, und wie durch Kreuzung mit einem frischen Stamm die ursprüngliche Lebenskraft dann wiederhergestellt werden kann.

Diese nachweisbaren Vorteile der Kreuzung hängen nach Darwins Ansicht damit zusammen, daß die gekreuzten Individuen während der vorausgegangenen Generationen ungleichen Lebensbedingungen ausgesetzt waren oder vielleicht durch kleine Abänderungen sich voneinander entfernt haben, so daß ihre sexuellen Elemente — wir würden jetzt genauer sagen: die in den Chromosomen ihrer Sexualkerne enthaltene Erbsubstanz — sich in gewissem Grade differenziert haben. In dem Mangel einer solchen Differenzierung liege der Nachteil der Autogamie und überhaupt der Inzucht, der Befruchtung zwischen zu nahe Verwandten.

Die Untersuchungen Darwins wurden in der Folgezeit nach verschiedenen Richtungen erweitert und vervollständigt. Man lernte auch eine immer größere Anzahl von Pflanzenarten kennen, die in hohem Grade selbstfertil sind, ferner solche, bei denen Autogamie regelmäßig und unvermeidlich stattfindet. So sind namentlich kurzlebige, nur einmal fruchtende (sog. hapaxanthe) Pflanzen mit kleinen unscheinbaren Blüten regelmäßige Selbstbefruchter. Die Erfahrungen der praktischen Pflanzenzüchter führten allmählich zu der Erkenntnis, daß beide Bestäubungsformen von verschiedenen Folgen seien, jede aber in ihrer Art eine selbständige Bedeutung besitze; denn Autogamie und Inzucht begünstigen die sichere Vererbung und Fixierung schon vorhandener Anlagen, Fremdbefruchtung und Kreuzung mit einem frischen Stamm dagegen Kräftigung, Umformung und Neubildung von Anlagen. Wir dürfen also sagen: in der Verschmelzung und Umbildung der Charaktere durch Kreuzung einerseits, in ihrer Fixierung und Vererbung durch Selbstbefruchtung anderseits liegt das Wesen dieser beiden Formen der sexuellen Fortpflanzung bei den Blütenpflanzen.

Zur richtigen Würdigung der Autogamie ist noch zu berücksichtigen, daß sie besonders in der Form der Kleistogamie in sehr einfacher Weise herbeigeführt werden kann, und daß sie auch bei Blüten, die zunächst auf den Vollzug

von Allogamie eingerichtet sind, eine wichtige Rolle als Behelf für den Fall einer zufälligen Verhinderung der Fremdbestäubung spielt. Denn im allgemeinen, mit Ausnahme der früher berührten Fälle von Selbststerilität, ist Autogamie dem Ausbleiben jeder Bestäubung natürlich bei weitem vorzuziehen. Daraus erklärt es sich, daß gerade kurzlebige, nur einmal blühende Pflanzen mit wenig augenfälligen Blüten, denen die Gelegenheit zur Fremdbestäubung leicht entgehen kann, sich viel häufiger die Möglichkeit der Selbstbefruchtung gewahrt haben als ausdauernde, wiederholt zum Blühen gelangende, oder mit auffallenden honigreichen Blüten versehene Arten, denen Insektenbesuch nicht wohl mangelt, oder deren Fortbestand bei einmaligem Fehlschlagen der Samenbildung nicht gefährdet erscheint.

Aus alledem ergibt sich, daß ebensowohl die Selbstbestäubung wie die Kreuzung für das dauernde Bestehen und Gedeihen der Blütenpflanzen von großer Bedeutung ist, und daß keine der beiden Bestäubungsarten ohne weiteres durch die andere ersetzt werden kann. Im bestimmten Falle läßt sich ein richtiges Urteil darüber, ob und inwieweit das Vorwiegen oder Herrschen der einen Bestäubungsform der Pflanzenart einen Vorteil sichert, nur bei gleichzeitiger Berücksichtigung aller übrigen ökologischen Einrichtungen und Bedingungen abgeben. Nur selten sind wir aber bereits in der Lage, die mannigfachen Lebensbedingungen einer Pflanzenart und ihre Einrichtungen zur Anpassung an diese Bedingungen so genau zu übersehen und zu verstehen, daß wir ihre Bestäubungsweise als Ergebnis der gesamten ökologischen Faktoren erklären könnten; interessante Versuche in dieser Richtung hat F. Delpino in seinen Bearbeitungen der *Marantaceen* (1869) und der *Smilaceen* (1880) gemacht. In der Regel müssen wir uns vorläufig noch begnügen, den Zusammenhang der Bestäubungsart mit einzelnen besonders wichtigen ökologischen Erscheinungen festzustellen und ihre gegenseitige Abhängigkeit zu begreifen. So fand ich z. B. bei der Familie der *Papilionaceen* eine regelmäßige

Beziehung zwischen Bestäubungseinrichtung und Lebensdauer auf, die sich darin ausdrückt, daß die hapaxanthen Arten die Fähigkeit wirksamer Autogamie besitzen, also selbstfertil sind, während den perennierenden Arten diese Eigenschaft abgeht. Schon früher war E. Warming (1886) auf Grund seiner Beobachtungen in Grönland, wo nur wenig blumenbesuchende Insekten vorkommen, zu der Anschauung gelangt, daß Pflanzen mit reichlicher vegetativer Vermehrung vorzugsweise auf Fremdbestäubung eingerichtet sind, die Arten ohne vegetative Vermehrung dagegen, für welche die Produktion von Samen eine unumgängliche Notwendigkeit ist, vorwiegend Selbstbefruchtung zeigen. J. Mac Leod stellte dann (1893) eine andere Vermutung über die Beziehungen zwischen Befruchtungsweise und vegetativem Leben der blumentragenden Pflanzen auf. Er weist darauf hin, daß die Aufwendungen an auffälligen Blütenhüllen, Honig, Riechstoffen usw., welche zur Anlockung von Insekten erforderlich sind, nur von solchen Pflanzenarten gemacht werden können, die genügende Mengen von Reservestoffen zur Bestreitung dieses Aufwandes neben der noch notwendigeren Ausbildung von Samen und Früchten aufspeichern. Es sind die „Kapitalisten" unter den Pflanzen, die sich der Fremdbestäubung anpassen konnten; zu ihnen gehören die ausdauernden, die zweijährigen und einige einjährige Gewächse. Ihnen stehen diejenigen Pflanzen gegenüber, deren Reservestoffe in der Hauptsache nur zur Produktion von Samen und Früchten ausreichen, aber die Ausstattung der Blüten mit Lockmitteln für die Insekten nicht erlauben; deshalb werden ihre Blüten nicht oder nicht genügend von Insekten besucht. Diese „Proletarier" sind deswegen regelmäßige Selbstbestäuber geworden; sie bilden die Mehrzahl der einjährigen Pflanzen, besonders sind es die kurzlebigen Unkräuter unserer Kulturen, deren Existenz von einer regelmäßigen und reichlichen Erzeugung von Samen abhängt.

Nur sorgfältige Einzelbeobachtungen können uns auf diesem Gebiete vorwärts bringen, vorzeitige Verallgemeinerungen

nur zu Irrtümern führen; und ebenso, wie man früher in der Bewertung der Fremdbestäubung zu weit ging, so müssen wir es als Irrtum bezeichnen, wenn andererseits wieder die Autogamie als allein vorteilhafte Bestäubungsform ausgegeben wird, wie es in der neuesten Zeit namentlich von W. Burck geschehen ist.

In Übereinstimmung mit der dargelegten Gleichwertigkeit von Fremd- und Selbstbestäubung für die Erhaltung und Fortentwicklung der Blütenpflanzen steht die Tatsache, daß sich unter den Blüteneinrichtungen sowohl solche, welche die Allogamie begünstigen, wie auch solche, die im Dienste der Autogamie stehen, erkennen lassen. Diese Einrichtungen können so ausgebildet sein, daß die eine Bestäubungsweise die andere völlig ausschließt, oder sie können nebeneinander oder nacheinander innerhalb derselben Blüte in Wirksamkeit treten. Unter den

I. Einrichtungen, welche Kreuzung (oder mindestens Nachbarbestäubung) herbeizuführen geeignet sind, spielen folgende durch Häufigkeit und Wirksamkeit die Hauptrolle.

1. Die Eingeschlechtigkeit (Diklinie) aller Blüten. Im Vergleich zu den Zwitterblüten kommen eingeschlechtige nur in der Minderzahl vor, und zwar entweder so, daß männliche und weibliche Blüten sich auf demselben Pflanzenindividuum finden (Einhäusigkeit, Monözie), oder so, daß die beiderlei Blüten auf verschiedene Pflanzenstöcke verteilt sind (Zweihäusigkeit, Diözie). In beiden Fällen ist natürlich Selbstbestäubung ausgeschlossen, im letzteren nur Kreuzbestäubung, im ersteren auch Nachbarbestäubung möglich. Beispiele von einhäusigen Pflanzen sind die windblütigen Kiefern, Fichten, Tannen, Lärchen, Eichen, Buchen, Erlen, die insektenblütigen Ahorne (Fig. 40), Edelkastanien, Buchsbaum (Fig. 32), Gurken, Kürbis u. a.; von zweihäusigen die windblütigen Eiben, Wacholder, Pappeln, Hanf und Hopfen, die insektenblütigen Weiden (Fig. 43), Zaunrübe (Fig. 96), Mistel, Froschbiß, Krebsschere u. a. Manche dieser diklinischen

Pflanzen stammen ohne Zweifel von zwitterblütigen Vorfahren ab, und ihre eingeschlechtigen Blüten sind durch Verkümmerung der männlichen oder der weiblichen Organe aus Zwitterblüten hervorgegangen (Ahorn, Froschbiß u. a.).

2. Unter Polygamie versteht man seit Linné die Erscheinung, daß bei einer und derselben Pflanzenart neben Zwitterblüten auch eingeschlechtige ausgebildet werden, die selbstverständlich nur zur Herbeiführung von Allogamie dienen können, während die Zwitterblüten je nach ihrer Einrichtung Allogamie oder Autogamie ermöglichen. Die neueren Untersuchungen über die Bestäubungseinrichtungen der Blütenpflanzen haben gezeigt, daß Polygamie unter ihnen viel weiter verbreitet ist, als die älteren Botaniker angenommen hatten, und sich in mancherlei Abstufungen und Kombinationen ausgebildet hat, die für das Verständnis der Bestäubungsvorgänge wichtig und darum auch mit besonderen Bezeichnungen belegt worden sind. Bei manchen polygamen Pflanzen findet man neben zwittrigen sowohl männliche wie weibliche Blüten, bei anderen nur die eine der beiden eingeschlechtigen Blütenformen, und die verschiedenen Blüten können auf die einzelnen Pflanzenindividuen wieder in mannigfaltiger Weise verteilt sein. Die Benennungen für diese besonderen Fälle der Polygamie knüpfen an die Ausdrücke Monözie und Diözie an und sind folgende:

Andromonözie; neben Zwitterblüten kommen männliche auf demselben Pflanzenstock vor, z. B. *Galium*-Arten, *Veratrum*, *Diospyros virginiana*.

Androdiözie; außer zwitterblütigen Stöcken gibt es solche mit lauter männlichen Blüten, z. B. *Dryas octopetala*.

Gynomonözie; Zwitterblüten und weibliche Blüten auf derselben Pflanze, z. B. *Parietaria officinalis*, viele *Compositen* (Fig. 66).

Gynodiözie; zwitterige und weibliche Blüten auf getrennte Individuen verteilt, z. B. *Myosotis* (Fig. 51), *Thymus* (Fig. 61), *Rosmarinus* (Fig. 104), *Salvia pratensis*, *Knautia arvensis*, *Dianthus*-Arten.

Trimonözie; auf demselben Pflanzenstock sind zwitterige, männliche und weibliche Blüten vorhanden, z. B. *Saponaria ocymoides*, *Gleditschia triacanthos*, *Aesculus hippocastanum* (Fig. 63).

Triözie; zwitterige, männliche und weibliche Blüten sind auf dreierlei Pflanzenstöcke verteilt, z. B. *Fraxinus excelsior*, *Asparagus officinalis* (Fig. 127), *Halianthus peploides*.

Innerhalb dieser Gruppen gibt es mancherlei, auch zur vollständigen Eingeschlechtigkeit hinüberleitende Übergänge und Variationen; so kann z. B. dieselbe Pflanzenart andromonözisch und androdiözisch, oder gynomonözisch und gynodiözisch auftreten, ein Verhältnis, das von E. Loew als Pleogamie bezeichnet wurde; z. B. *Cydonia japonica*.

3. Dichogamie, d. h. ungleichzeitige Entwicklung der beiderlei Geschlechtsorgane innerhalb einer Zwitterblüte. Hierbei eilt in ausgeprägten Fällen die Geschlechtsreife der einen Kategorie der Sexualorgane derjenigen der andern so weit voraus, daß die früher entwickelten bereits abgeblüht und funktionslos sind, wenn die der nachfolgenden Kategorie sich völlig ausgebildet haben; bei solchen Dichogamisten ist Autogamie verhindert. Aber nicht selten werden die später entwickelten Sexualorgane bereits geschlechtsreif, wenn die früher ausgebildeten des anderen Geschlechtes noch nicht ganz verblüht sind; dann macht also die Blüte einen mittleren Zustand durch, in dem beiderlei Geschlechtsorgane funktionsfähig sind und Autogamie ermöglichen. In dichogamen Blüten können sowohl die Staubblätter wie die Narben in der Erlangung der Geschlechtsreife vorauseilen, zwei Modifikationen, von denen man die erstere als Protandrie (Erstmännlichkeit), die letztere als Protogynie (Erstweiblichkeit) bezeichnet, und die beide sehr verbreitete Erscheinungen sind. Beispiele der Protandrie bieten die meisten Arten der *Compositen* (Fig. 67, 69, 70), *Dipsacaceen* (Fig. 65), *Campanulaceen* (Fig. 98), *Valerianaceen* (Fig. 148), *Umbelliferen* (Fig. 39), *Malvaceen* (Fig. 60), *Geraniaceen* (Fig. 57), *Crassulaceen* (Fig. 46), *Caryophyllaceen* (Fig. 144 u. 155) und

viele andere; protogynisch sind z. B. *Scrophularia* (Fig. 139), *Helleborus* (Fig. 62), *Paris* (Fig. 88), die Blüten unserer Obstbäume (Fig. 45), in schwächer ausgeprägter Weise auch die meisten *Cruciferen* (Fig. 48) und Gräser.

4. Als Herkogamie hat S. Axell (1869) eine Blüteneinrichtung bezeichnet, bei der in einer Zwitterblüte trotz gleichzeitiger Entwicklung der beiderlei Geschlechtsorgane durch die räumliche Anordnung der Staubbeutel und Narben der Vollzug von spontaner Selbstbestäubung unmöglich, die Mithilfe von Insekten zur Erzielung der Befruchtung unerläßlich wird; das ist z. B. bei den meisten *Orchidaceen* (Fig. 111 bis 114, 134—138, 154), bei vielen Lilien (Fig. 142), *Asclepiadaceen* (Fig. 85 u. 86), *Apocynaceen* (Fig. 54) u. a. der Fall.

5. Heterostylie wurde von F. Hildebrand (1867) eine Eigentümlichkeit gewisser Blüten genannt, die schon am Ende des 18. Jahrhunderts von W. Curtis und Ch. Persoon an Primeln, von Sprengel an der Wasserfeder (*Hottonia palustris*) bemerkt worden war. Sie beruht auf dem Vorhandensein verschiedener Blütenformen auf getrennten Stöcken derselben Pflanzenart in der Weise, daß diese Formen einen Unterschied in den Höhenstufen zeigen, welche durch Narben und Staubbeutel in der Blüte eingenommen werden. Die Höhe, in welcher die Narben stehen, hängt von der Länge der Griffel ab, die Höhe, in der sich die Staubbeutel befinden, von der Länge oder auch vom Einfügungsort der Staubfäden. Öfters nehmen die Narben einerseits, die Staubbeutel andererseits in jeder Blütenform zwei verschiedene Höhenstufen ein, und es existieren demgemäß zwei Blütenformen, in denen diese Höhen sich wechselweise entsprechen; bisweilen sind in der Blüte drei Höhenstufen ausgeprägt und drei Blütenformen vorhanden. Hiernach unterscheidet man dimorph und trimorph heterostyle Pflanzen. Dimorphismus zeigen z. B. fast alle *Primula*-Arten (Fig. 91), *Hottonia, Gregoria, Pulmonaria, Plumbago, Forsythia* (Fig. 55), *Fagopyrum* (Fig. 42), viele Arten von *Linum*; Trimorphismus *Lythrum salicaria* (Fig. 56), *Eichhornia* und viele Arten von *Oxalis.*

Durch mühevolle Untersuchungen, die zuerst von Darwin an *Primula*, *Linum* und *Lythrum*, später vorzugsweise von Hildebrand an verschiedenen Heterostylen ausgeführt worden sind, konnte der Nachweis erbracht werden, daß die Heterostylie im Dienste der Kreuzung steht, weil die wirksamsten Bestäubungen immer diejenigen sind, die sich zwischen den Geschlechtsorganen gleicher Höhenstufe, also getrennter Pflanzenstöcke abspielen. Autogamie zeigte sich, wenn sie absichtlich herbeigeführt wurde, bei diesen Pflanzen wenig erfolgreich.

6. Nicht selten führen die Geschlechtsorgane in den geöffneten Blüten infolge von Wachstumsvorgängen, seltener infolge von Reizen Bewegungen aus, durch die eine Abwendung der an den Staubbeuteln haftenden Pollenmassen von den Narben derselben Blüte erzielt oder die Entfernung der beiderlei Organe voneinander vergrößert wird. Zugleich pflegen durch solche „gamotropische" Bewegungen die Befruchtungsorgane in eine gegenseitige Lage und Stellung verbracht zu werden, welche Allogamie begünstigt oder ermöglicht, Autogamie aber erschwert oder ausschließt.

7. Endlich ist hier die bereits erwähnte Selbststerilität vieler Pflanzenarten zu nennen, d. h. die Erscheinung, daß in der Blüte zwar Selbstbestäubung stattfindet, aber die Belegung der Narbe mit Pollen aus der eigenen Blüte entweder von gar keinem oder von sehr geringem Erfolg in bezug auf die Ausbildung von Samen ist. Dabei kann der Pollen auf der Narbe derselben Blüte zugrunde gehen oder nur ein Unvermögen zur Keimung zeigen, oder es können sogar Pollenschläuche von ihm entwickelt werden, die aber am Eiapparat keine Befruchtung vollziehen. Den selbststerilen Pflanzen stehen solche nahe, in deren Blüten bei gleichzeitiger Bestäubung mit eigenem und fremdem Pollen derselben Art der fremde überwiegenden Einfluß äußert und die Befruchtung hervorruft; solche Fälle wurden von Darwin z. B. an *Mimulus luteus*, *Iberis umbellata* und mehreren Kohlsorten nachgewiesen.

Von den hier aufgezählten Einrichtungen zur Herbeiführung von Allogamie finden sich nicht selten mehrere zugleich in derselben Blüte verwirklicht. So werden bei Dichogamisten sehr häufig gamotropische Bewegungen von den Geschlechtsorganen ausgeführt, und bei polygamischen Pflanzen können die Zwitterblüten noch mannigfache Ausrüstungen zur Begünstigung der Fremdbestäubung ausbilden.

Auf der anderen Seite dienen zur

II. Ermöglichung von Autogamie hauptsächlich folgende Blüteneinrichtungen.

1. Die so häufige Zwitterigkeit der Blüten im allgemeinen.

2. Die Homogamie, d. h. die gleichzeitige Geschlechtsreife der männlichen und weiblichen Organe innerhalb derselben Zwitterblüte. Sie stellt den Gegensatz zur Dichogamie dar und kann je nach dem sonstigen Bau der Blüte nicht nur Autogamie, sondern auch spontane Selbstbestäubung in verschiedenem Grade begünstigen.

3. Unmittelbare Nachbarschaft oder selbst Berührung des aus den Staubbeuteln entlassenen Pollens mit der befruchtungsfähigen Narbe muß ausnahmslos spontane Autogamie zur Folge haben; sie ist auch, wenn die Pflanze nicht etwa selbststeril ist, mit normaler Befruchtung verbunden.

4. Bewegungen infolge bestimmter Wachstumsvorgänge treten an den Geschlechtsorganen oder Blütenhüllen im Verlauf des Blühens in einer solchen Weise auf, daß durch sie die Narben mit den geöffneten Antheren oder mit dem an einer bestimmten Stelle der Blüte abgelagerten Pollen in Berührung kommen. In Blüten mit allogamen Einrichtungen vollziehen sich derartige Bewegungen sehr häufig am Schlusse des Blühens und ermöglichen dann noch, falls die Allogamie ausgeblieben ist, eine spontane Selbstbestäubung; mitunter werden sie nur dann ausgeführt, wenn eine Fremdbestäubung in der Blüte nicht zustande gekommen ist.

5. Kleistogamie, so benannt von M. Kuhn (1864), die früher bereits erwähnte Erscheinung, daß eine Zwitter-

blüte sich nie öffnet, sondern die Bestäubung innerhalb der knospenartig geschlossenen, oft nach Größe und Gestalt reduzierten Blütenhülle vor sich geht. Darwin, der in seinem Werk über die verschiedenen Blütenformen bei derselben Pflanzenart (1877) bereits 55 Pflanzengattungen aufzählte, in denen ihm kleistogame Blüten bekannt waren, zeigte, daß die von ihm untersuchten kleistogamen Blüten ebenso fruchtbar sind wie die normalen, sich öffnenden (chasmogamen) derselben Pflanze, und seine Ansicht, daß die kleistogamen Blüten infolge einer Entwicklungshemmung aus chasmogamen entstehen, ist später durch die eingehenden Untersuchungen von K. Goebel bestätigt worden. Die Kleistogamie tritt in sehr verschiedener Form und Ausbildung und unter der Einwirkung mannigfacher äußeren Verhältnisse bald habituell, bald nur gelegentlich auf (vgl. Fig. 103, 115).

Währenddem nun Autogamie, unterstützt durch die soeben genannten Einrichtungen, in zahlreichen Fällen ohne jede fremde Mitwirkung (spontan) in einer Zwitterblüte erfolgen kann, verlangt das Zustandekommen von Allogamie fast ausnahmslos, und auch das von Autogamie nicht selten, das Eingreifen einer außerhalb der Blüte liegenden Instanz, welche den Transport des Blütenstaubes aus den geöffneten Staubbeuteln auf die zu seiner Aufnahme bereite Narbe übernimmt. Bleibt eine solche Hilfe aus, so kann die Blüte vergeblich blühen und der Unfruchtbarkeit anheimfallen. Als Vermittler der Bestäubung sind von den Blütenpflanzen verschiedenartige Agentien nutzbar gemacht oder gar in den Dienst gestellt worden, nämlich:

1. Der Wind, indem der Blütenstaub den Luftströmungen anvertraut wird, die ihn zufällig auf den Ort seiner Bestimmung, auf die Narben der gleichen Pflanzenart, übertragen. Solcher Windblütler gibt es eine beträchtliche Anzahl, im Bereich der mitteleuropäischen Flora machen sie etwa 19% aller Blütenpflanzen aus.

2. In seltenen Fällen gelangt der Pollen in das Wasser, welches hier die Blüten umspült, und wird von dessen Strö-

mungen zu den Narben befördert. Man nennt solche Pflanzen, die meist untergetaucht unter der Wasseroberfläche wachsen, Wasserblütler.

3. Am häufigsten sehen wir Tiere der Bestäubung dienstbar gemacht, und zwar sind dies in dem Bereiche unserer einheimischen Pflanzenwelt fast ausschließlich die entwickelten Formen (Imagines) zahlreicher und mannigfacher Arten von blütenbesuchenden Insekten. Fast 80 % der mitteleuropäischen Blütenpflanzen sind Insektenblütler. Sonst kommen bei uns noch in einer sehr untergeordneten Weise Schnecken und Milben als Bestäuber in Betracht; in anderen Erdteilen dagegen spielen auch Vögel in dieser Hinsicht eine bemerkenswerte Rolle, nämlich in Amerika die Kolibris (*Trochiliden*) und die kolibriähnliche *Tyranniden*-Gattung *Elaenia*, in den Tropen der Alten Welt die Nektarvögel (*Nectarinien*) und in Australien die Honigfresser (*Meliphagiden*); endlich in seltenen Fällen noch Fledermäuse.

Zu welcher von diesen Gruppen eine Pflanzenart gehört, das kann man, obwohl natürlich erst die Beobachtung der tatsächlichen Bestäubungsweise sichern Aufschluß darüber gibt, bis zu einem gewissen Grade der Wahrscheinlichkeit aus der ganzen Struktur der Blüte und namentlich aus der Beschaffenheit ihrer Befruchtungswerkzeuge erschließen. Besonders die beiden wichtigsten Abteilungen der windblütigen und der insektenblütigen Pflanzen unterscheiden sich durch eine Reihe von charakteristischen Merkmalen voneinander.

Die Windblütler *(Anemogamae)*, bei denen eingeschlechtige Blüten häufig sind, zeichnen sich zunächst durch Unscheinbarkeit der Blüten aus: geringe Größe und grünliche oder sonst wenig in die Augen fallende Färbungen sind ihre Hauptkennzeichen, wozu noch ihre Duftlosigkeit kommt. Diese Eigentümlichkeiten sind leicht an den windblütigen Gräsern, Riedgräsern und Binsen, an den Blüten der Ulmen, Eichen, Buchen, Haseln, Pappeln, Birken und Erlen, ferner an Nesseln, Hanf und Hopfen wahrzunehmen. Für die Be-

stäubung durch Vermittelung des Windes würde Augenfälligkeit, Schönheit und Duft der Blüten von keinem ersichtlichen Nutzen sein; vielmehr sind dazu anderweitige Ausrüstungen erforderlich. Da es ganz vom Zufall abhängt, wohin der den Luftströmungen anvertraute Pollen verweht wird und ob er die geeignete Narbe erreicht, die häufig in einer anderen Blüte, nicht selten auf einem entfernten Pflanzenindividuum der Bestäubung harrt, so muß sehr viel Blütenstaub nutzlos ausgestreut und eine große Menge davon produziert werden. So enthält denn auch z. B. ein Kätzchen des Haselstrauches gegen 4 Millionen Pollenkörner, und die Zahl derer, die in der männlichen Rispe einer Maispflanze hervorgebracht werden, hat man auf fast 50 Millionen berechnet. In Fichten- und Kieferwäldern kann man zur Blütezeit den Pollen als gelblichen feinen Staub die Luft erfüllen und nach Regengüssen auf Wasserflächen als sog. Schwefelregen sich ansammeln sehen. Struktur und Stellung der Blüten bei den Anemogamen erleichtert die Einwirkung des Windes, dem zu den Geschlechtsorganen ungehinderter Zutritt gestattet wird, die Antheren werden von jedem Lufthauch leicht in Bewegung gesetzt, und der aus ihnen entweichende Pollen stellt eine lockere, trockene, staubige Masse dar, die in kleinen Wölkchen entlassen wird, ohne an den geöffneten Staubbeuteln hängen zu bleiben. Das weibliche Empfängnisorgan muß eine hinreichend große Oberfläche besitzen, um die in der Luft schwimmenden Pollenkörner auffangen zu können; dementsprechend sind die Narben der Windblütler entweder auffallend groß oder wie eine Flaumfeder fein zerteilt und an ihrer Oberfläche noch mit feinen Härchen besetzt, zwischen denen die angetriebenen Pollenkörner leicht einen Halt finden — ebenso, wie Staubkörnchen auf einem haarigen oder wolligen, rauhen Stoff weit leichter haften als auf einem glatten.

Im ganzen dürfen wir in der Anemogamie eine niedrigere Stufe der Bestäubungseinrichtungen sehen, wie ja auch die ältesten und ursprünglichsten aller Blütenpflanzen, die

Gymnospermen, und noch die primitivsten Mono- und Dikotyledonen windblütig sind. Die notwendige Verschwendung von Blütenstaub und die Unsicherheit des Eintrittes einer Bestäubung namentlich bei andauernd regnerischer Witterung während der Blütezeit sind unverkennbare Nachteile dieser Bestäubungsform.

Bei den Wasserblütlern *(Hydrogamae)*, um diese kurz zu charakterisieren, erfolgt die Übertragung des Pollens auf die Narbe entweder an der Oberfläche des Wassers oder untergetaucht durch dessen Strömungen. Dementsprechend sind die gegen Benetzung unempfindlichen und nur von einer einfachen Haut umschlossenen Pollenkörner aufs Schwimmen im Wasser eingerichtet und zeigen oft eine faden- oder wurmförmige Gestalt, die gewissermaßen zur Ergreifung der im Wasser flutenden Narben geeignet ist.

KAPITEL III.

MERKMALE DER INSEKTENBLÜTIGKEIT (ENTOMOGAMIE).

Die Klasse der Insektenblütler, die uns fortan hier allein beschäftigen soll, ist durch eine ganze Reihe von Merkmalen gekennzeichnet, die sich besonders zu den vorher angegebenen Eigenschaften der Windblütler, aber auch zu denen der regelmäßigen Autogamisten in Gegensatz stellen. Es sind das eben diejenigen Eigentümlichkeiten, die zunächst den Besuch von Insekten an den Blüten herbeiführen, wie sie dann weiter den Vollzug von Fremdbestäubungen bei Eintritt des Insektenbesuches sichern.

Zunächst kommt es darauf an, daß solche Blüten für die Insekten leicht wahrnehmbar sind, und so zeichnen sich denn die Entomogamen im allgemeinen vor den Anemogamen durch die Augenfälligkeit ihrer Blüten aus, die auch auf den Menschen einen solchen Eindruck macht, daß wir gewöhnt sind, derartige durch lebhafte Farben von dem Grün der Belaubung sich wirksam abhebende Blüten als Blumen zu bezeichnen.

Schon dadurch treten die Blumen an den Zweigen der Pflanzen hervor, daß die Ausbildung der grünen Laubblätter in ihrer nächsten Umgebung zurückzutreten pflegt und sie oft durch Verlängerung und durch Richtungsbewegungen der Stengelorgane aus der Belaubung herausgehoben, dem Beschauer gewissermaßen präsentiert werden. Zudem aber bilden sich an den Blumen, um ihre Augenfälligkeit zu steigern, besondere Schauapparate aus. An der einzelnen Blüte dienen hierzu vorzugsweise die Blütenhüllen, namentlich die Krone, sowie kronenartig gefärbte Perigone und Kelche.

Von ihrer Größe, Gestalt und Färbung hängt die Wahrnehmbarkeit der ganzen Blume in den meisten Fällen ab. Sie schließen an der Knospe vor dem Aufblühen derart zusammen, daß sie für deren zarte innere Teile einen Schutz bilden, später breiten sie sich auseinander, um den Zugang zu den Befruchtungsorganen frei zu geben und ihre Wirkung als Schauapparat zu entfalten, und wenn die Befruchtung in der Blüte vollzogen ist, so verwelken sie und fallen meistens ab: nur im Dienste der Bestäubung also leben und fungieren sie. In ihrer Gesamtheit bieten die Blütenorgane und besonders die Blütenhüllen an der geöffneten Blüte eine Schaufläche dar, die oft senkrecht auf der Blütenachse steht und dann vorzugsweise in der Richtung der Verlängerung dieser Achse zur Geltung kommt; doch sind viele Blumen auch so gebaut, daß sie, von der Seite gesehen, ebenfalls Schauflächen zeigen. Größe und Form der Blütenhüllen bedingen die allbekannte, von uns in den meisten Fällen als anmutig empfundene Erscheinung der Blumen; ihre Augenfälligkeit hängt außerdem von der mehr oder weniger lebhaften Farbe ab, durch die sie von der Belaubung abstechen.

Nur sehr wenige Blumen haben grüne oder bräunliche Blütenhüllen, wie sie bei den Windblütlern häufig vorkommen; weiß und gelb, rot und blau in den verschiedensten Tönen leuchten uns in Wiese und Feld die Blumen entgegen und regen durch ihre schönen Färbungen unser ästhetisches Empfinden angenehm an. Die weiße Farbe der Blütenhüllblätter rührt davon her, daß aus ihren Zellen alle gefärbten Inhaltskörper, die im Knospenzustand meist noch vorhanden waren und hier z. B. häufig eine grüne Färbung hervorriefen, verschwinden und sich zwischen den glasig durchsichtigen Zellen lufthaltige Räumchen ausbilden. Die so außerordentlich mannigfaltigen bunten Blütenfarben werden dennoch durch wenige Farbstoffe, die aber in der verschiedenartigsten Kombination miteinander auftreten können, erzeugt. Die gelbe Farbe kommt meistens durch geformte Inhaltskörper der Zellen (Chromatophoren) zustande, die durch Xanthin gelb oder

durch Xanthin und Carotin orangegelb gefärbt sind; seltener, z. B. bei *Dahlia variabilis*, *Verbascum nigrum*, *Antirrhinum maius*, findet sich gelb gefärbter Zellsaft. Dagegen beruhen die roten, blauen und violetten Färbungen fast ausnahmslos auf dem Vorhandensein eines im Zellsaft gelösten Farbstoffes, den man als Anthocyan bezeichnet und der in einer roten, einer purpurnen und einer blauen Modifikation auftritt. Die verschiedenen Farbentöne und Mischfarben an den Blumenblättern entstehen durch die wechselnde Konzentration, in der die Farbstoffe im Zellinhalt sich bilden, durch Nebeneinander von zwei verschiedenen Farbstoffen in derselben Zelle, durch den Sitz der Färbung in oberflächlichen oder tieferen Zellschichten, endlich dadurch, daß benachbarte Zellen verschiedene Färbungen aufweisen, die für das menschliche Auge zu Mischfarben zusammenfließen.

Zur Erhöhung der Augenfälligkeit trägt es bei, wenn sich die Blumen in oft beträchtlicher Anzahl zu Blütenständen vereinigen, in denen sich die optischen Wirkungen der Einzelblüten summieren und auch an sich kleine Blüten die Vorteile der Auffälligkeit genießen. Die Blütenstände bieten oft eine gemeinsame Schaufläche dar, indem ihre Blüten sich so anordnen, daß ihre Schauflächen alle in demselben Sinne orientiert sind; dies ist namentlich in den später zu besprechenden Blumengesellschaften der Fall, bei denen die Einzelblüte mit ihren Funktionen in den Dienst des ganzen Blütenstandes tritt, dafür aber auch an den Vorteilen der Blütenvereinigung teilnimmt.

Bisweilen wird die Augenfälligkeit der Blüten oder Blütenstände vorzugsweise oder allein durch andere Organe als die Blütenhüllblätter bewirkt; so können die Staubblätter durch ihre Zahl, Größe und Färbung zur Sichtbarkeit der Blume beitragen oder sie ausschließlich bedingen, z. B. bei den *Mimosaceen*, *Myrtaceen* und *Thalictrum aquilegiifolium* (Fig. 25); auch Nektarien nehmen mitunter auffallende Größe und Färbung an, z. B. bei *Vincetoxicum* (Fig. 85) und *Nigella* (Fig. 124). Ferner sind in einigen Fällen Organe

in der nächsten Umgebung der Blüten in einer solchen Weise ausgebildet, daß sie als sog. extraflorale Schauapparate die Augenfälligkeit der Blumen erhöhen; diese Funktion übernehmen z. B. bunt gefärbte Hochblätter bei vielen *Araceen* (Fig. 79—81), Arten von *Bougainvillea, Melampyrum* und *Euphorbia* (Fig. 76—78), *Salvia aethiopis, Astrantia maior, Cornus suecica* (Fig. 64) und *Carlina acaulis*, auffallend gefärbte Blütenstiele bei *Allium pulchellum, Muscari comosum* und *Grevillea glabrata.*

Dürfen wir nun den Schluß ziehen, daß solche Einrichtungen weil sie für das menschliche Auge die Blumen sinnfällig machen, eine derartige Wirkung auch auf die Sehwerkzeuge der Insekten ausüben und in der Tat geeignet sind, diese Tiere zum Besuch von Blumen zu veranlassen? Da von dem Sehvermögen der blumenbesuchenden Insekten noch die Rede sein wird, so genüge es hier, auf die sorgfältigen Beobachtungen hinzuweisen, die Hermann Müller über den Einfluß der Augenfälligkeit der Blumen auf die Reichlichkeit des Insektenbesuches gemacht hat. Sie führten erstens zu dem Ergebnis, daß unter übrigens gleichen Bedingungen eine Blumenart um so reichlicher von Insekten besucht wird, je augenfälliger sie (für den Menschen) ist; dementsprechend steigert sich mit der Augenfälligkeit auch die Sicherung der Allogamie, welche durch Insekten vermittelt wird. Umgekehrt ließ sich zweitens feststellen, daß unter sonst gleichen Bedingungen diejenigen Blumen die am meisten gesicherte spontane Autogamie aufweisen, die am wenigsten in die Augen fallen, denen zugleich Insektenbesuch am wenigsten zuteil wird, und bei denen also der Vollzug von Fremdbestäubung am unsichersten ist.

Ein zweites Mittel, welches die Blumen zur Anlockung von Insekten entwickelt haben, ist die Entbindung von Düften. Während die Windblüten geruchlos sind oder höchstens einen dem Blütenstaub eigentümlichen Duft von sich geben, ist bei den Blumen die Aushauchung von Düften bekanntlich sehr verbreitet, wenn auch (für die menschliche Wahrneh-

mung) nicht immer vorhanden. Meistens haben die Blumendüfte ihren Sitz in den Kronblättern, in deren Gewebezellen die Duftstoffe bereitet werden, ohne daß besondere Organe dafür erkennbar wären. Es sind sogenannte ätherische Öle, deren genauere chemische Natur erst in einigen einzelnen Fällen festgestellt worden ist, in denen es sich um Verbindungen aus den Gruppen der Alkohole, z. B. Geraniol, Nerol, Eugenol, Linalol u. a., der Äther, wie Vanillin und Piperonal, der Ketone, z. B. Iron, Ionon und Jasmon, und der Ester, wie Anthranilsäuremethylester, Benzoesäuremethylester, Salicylsäuremethylester u. a. handelt. Sie bilden sich in den Zellen der Kronblätter ohne Zweifel aus Kohlenhydraten, die sich unmittelbar vor oder während der Anthese in den Blütenorganen anhäufen, und den ebenfalls in den Zellen vorhandenen Stickstoffverbindungen. Die Menge, in welcher solche flüchtigen Bestandteile in den Blüten vorhanden sind, ist äußerst gering; so liefern z. B. 1000 kg frische Rosen nur 750 g, also 0,075 % flüchtige Produkte, Blumen von *Acacia Farnesiana* 0,084 %, und 1 kg Jasminblüten (von *Jasminum grandiflorum*), das sind 8—10 000 Blumen, enthält nur 0,4—0,5 g, also 0,04—0,05 % ätherisches Öl. Während des Blühens bilden aber viele Blumen fortwährend neue Mengen von Duftstoffen, wie sich besonders aus den praktischen Erfahrungen ergibt, die man bei der in Südfrankreich im großen betriebenen Herstellung von Parfümen aus verschiedenen wohlriechenden Blumen macht. Bei dem „enfleurage" genannten Verfahren, welches darauf beruht, daß man die von den lebenden Blüten in Dampfform abgegebenen Duftstoffe durch Fett absorbiert, liefern z. B. Jasminblüten 4—5 mal, und die langlebigen Blüten der Tuberosen (*Polianthes tuberosa*) 12 mal so viel ätherisches Öl, als in den Blüten am Beginn des Verfahrens enthalten ist.

Bei dem Mangel einer präzisen Bezeichnungsweise für die Düfte müssen wir uns damit begnügen, die Blumendüfte mit allgemein bekannten Gerüchen zu vergleichen, indem wir von Rosen-, Veilchen-, Narzissen-, Hyazinthen-,

Weißdornduft, von Aasgeruch, Bocks- und Wanzenduft usw. sprechen und feststellen, daß sie uns zum großen Teil angenehm, teilweise aber widerwärtig oder ekelhaft sind. Eine mehr objektive Einteilung der Blumendüfte hat A. Kerner versucht, indem er nach der chemischen Natur der Riechstoffe indoloide, aminoide, paraffinoide, benzoloide und terpenoide Düfte unterschied; allein diese Klassifikation beruht auf zu unbestimmten Angaben und steht mit dem, was wir über die chemische Natur der Duftstoffe wissen, nicht in Übereinstimmung. Auch Kerner selbst ist genötigt, innerhalb der von ihm aufgestellten Kategorien die volkstümlichen Bezeichnungen für die Düfte zu verwenden.

Was das Verhalten der blumenbesuchenden Insekten den Düften gegenüber betrifft, so erscheint es von vorn herein unzweifelhaft und wird durch viele Beobachtungen bestätigt, daß sich unter ihnen solche von sehr verschiedenartiger Geschmacksrichtung befinden und daß bestimmte Gerüche besonders geeignet sind, bestimmte Insekten anzulocken. Daß tatsächlich der Duft der Blumen eine anziehende Wirkung auf die Blumeninsekten ausübt, zeigen wiederum die Beobachtungen von H. Müller an nahe miteinander verwandten Blumenarten, von denen die eine duftlos, die andere wohlriechend ist. So wird z. B. den würzig duftenden Blumen der Ackerwinde (*Convolvulus arvensis*) ein unvergleichlich reichlicherer Insektenbesuch zu teil als den viel größeren und augenfälligeren, aber duftlosen der Zaunwinde (*Convolvulus sepium*).

Augenfälligkeit und Düfte sind es also, die für die Blumen sozusagen die Reklame besorgen; aber mit ihr allein wäre es nicht getan. Sollen die Insekten, namentlich die klügeren und für die Bestäubung wichtigeren unter ihnen, zu regelmäßigem und stetem Blumenbesuch, wie er für die Sicherung der Allogamie erforderlich ist, veranlaßt und gewöhnt werden, so müssen die Blumen, auf die sie sich begeben haben, ihnen auch noch reellere Vorteile bieten. Dazu dient die Nahrung, dienen die Genußmittel, die in der Blume

bereitet und als Gegenleistung für den Vollzug der Bestäubung den Insekten zur Verfügung gestellt werden. Wirken Augenfälligkeit und Duft, indem sie die vorüberfliegenden Insekten auf das Vorhandensein der Blumen aufmerksam machen, ähnlich wie ein den Gästen winkendes Wirtshausschild, so kann doch erst die erfahrungsmäßig ihnen dargebotene Nahrung die Tiere zu regelmäßigem Besuch und schließlich zur allmählichen Anpassung an die Blüteneinrichtungen veranlassen.

Zahlreiche Insekten sehr verschiedener Klassen leben ausschließlich, vorwiegend oder gelegentlich von Blumennahrung. Nicht selten richten sie, wie viele Käfer, Raupen und sonstige Larven, in den Blüten durch Abfressen oder Zernagen von Blütenhüllen und Geschlechtsorganen Verwüstungen an, ohne für die Bestäubung tätig zu sein. Ihr Besuch in den Blumen ist schädlich und unerwünscht und für unsere Betrachtung nur insofern von Interesse, als er uns verständlich macht, daß sich an vielen Pflanzen Einrichtungen ausbilden konnten, solche ungebetenen Gäste vom Besuch der Blumen fern zu halten oder wenigstens die wichtigsten Blütenorgane vor ihren Angriffen zu schützen. Zu diesen Schutzeinrichtungen gehören vor allem gewisse Ausrüstungen der Stengel und Blütenstiele, die das Aufkriechen von Insekten zur Blüte verhindern: Bekleidung mit abwärts gerichteten Stacheln oder Borstenhaaren, deren Spitzen sich dem der Blüte zustrebenden Insekt drohend und gefährlich entgegenstellen; Besatz mit drüsigen Haaren, an deren zähem Sekret kleine Tiere hängen bleiben; Ausbildung von stark klebrigen Zonen am Stengel, die ähnlich den Leimringen, welche wir an den Stämmen unserer Obstbäume anbringen, für Insekten unüberschreitbar sind, und mancherlei andere, oft recht sonderbare Vorrichtungen.

Die beiden wichtigsten und sehr allgemein vorkommenden Nahrungsmittel, die in den Blumen sich vorfinden, sind Blütenstaub und Honig. Der Blütenstaub oder Pollen ist in allen zwitterigen und männlichen Blüten enthalten

und wird, nachdem die Staubbeutel sich geöffnet haben, in den Blüten meistens frei liegend und leicht erreichbar für die Insekten dargeboten, die ihn als stickstoffreiche Nahrung für sich und oft auch für ihre Brut verwenden. Natürlich ist das Vorhandensein von Pollen kein charakteristisches Merkmal der Insektenblütler, wenn er auch hier, wie wir noch sehen werden, in einer für die Ausbeutung durch Insekten besonders geeigneten Form dargeboten wird; da aber die Windblütler ebenfalls Pollen enthalten, so werden sie bisweilen von pollensammelnden Insekten besucht. Ein Teil des in der Blume hervorgebrachten Blütenstaubes muß freilich in der Regel den Insekten geopfert werden, doch bleibt für den Zweck der Bestäubung immer noch genug übrig. Die chemische Beschaffenheit des Pollens ist uns durch verschiedene Untersuchungen bekannt geworden, die sich allerdings meistens auf den Pollen anemogamer Pflanzen beziehen, weil er sich von solchen in größeren Mengen sammeln läßt. Danach enthält er von Stoffen, die den Insekten zur Nahrung dienen können, in der Trockensubstanz 16—30 % Eiweißkörper, 1—7 % Stärke, 0—15 % Zucker, 3—10 % Fett; der Aschengehalt ist meist niedrig (3—9 %), die Asche reich an Phosphorsäure und Kali, auch an Magnesia, aber arm an Kalk.

Das wesentliche Merkmal der typischen Insektenblüten ist die Absonderung und Darbietung von Honig, besser gesagt Nektar. Nur bei ihnen findet er sich und nur zur Erzielung reichlichen Insektenbesuches wird er von den Blumen hervorgebracht, denn seine Produktion beschränkt sich genau auf die Zeit, während der sich die Besucher an den Blüten einfinden sollen. Der Nektar ist sozusagen der Angelpunkt, um den sich die ganze Blüteneinrichtung dreht, er ist, wie sich Sprengel ausdrückte, „in den Blumen das, was in einer Uhr die Feder ist"; denn indem die Insekten den Nektar zu erlangen suchen, setzen sie den ganzen Blütenmechanismus in der für die Bestäubung dienlichen Weise in Bewegung. Die Absonderung des Nektars in den Blumen

fällt besonderen Organen zu, die man Nektarien oder Honigdrüsen nennt, und die nicht nur von sehr verschiedenem Aussehen und verschiedener Stellung in der Blüte, sondern auch von verschiedenartigem morphologischen Wert und jedenfalls auch von mannigfacher phylogenetischen Abstammung sind; sie bilden sich eben an denjenigen Orten und an den Organen der Blüte aus, die für ihre Funktion am günstigsten sind. In den einfachsten Fällen nichts weiter als nektarabsondernde Stellen an der Oberfläche irgendeines Blütenteiles, differenzieren sie sich nicht selten zu bestimmt gefärbten und wulstig oder warzenartig ausgebildeten Anhängseln beliebiger Blütenorgane, um endlich in ihrer höchsten Entwicklung ansehnlichere, deutlich gegliederte Apparate darzustellen, die von Sprengel mit der Bezeichnung „Saftmaschinen" belegt worden sind (vgl. Fig. 124). Alle Arten von Nektarien stimmen darin überein, daß sie ein kleinzelliges und zartwandiges Nektariumgewebe (Fig. 2 bei *n*) enthalten, in dessen Zellen sich unter anderem umgewandeltes Protoplasma und gelöste Kohlenhydrate befinden, und welches mit sehr mannigfachen Sekretionsorganen ausgestattet ist. Die Ausscheidung des Nektars erfolgt entweder auf dem Wege der Diffusion durch nicht kutikularisierte Oberflächenzellen (Fig. 2 bei *o*) oder dünnwandige Epidermispapillen, oder vermittelst Schleimbildung in der Zellwand unterhalb der Kutikula, oder endlich durch die Spaltöffnungen in der Epidermis. Der offen aus der Oberfläche des Nektariums austretende Nektar besteht aus einer wässerigen Lösung von Traubenzucker und Rohrzucker in durchschnittlich etwa 25prozentiger Konzentration, die aber nicht nur bei ver-

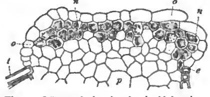


Fig. 2. Längsschnitt durch ein Nektarium von *Alchimilla vulgaris.*

p Parenchymgewebe des Diskus, *e* dessen Epidermis, *n* Nektariumgewebe, *o* sezernierende Oberflächenschicht, *t* Haare. 300fach vergr. Nach Behrens.

schiedenen Pflanzen, sondern auch bei derselben Art je nach äußeren Umständen erheblichen Schwankungen unterworfen ist. Ebenso große Verschiedenheiten sind hinsichtlich der Menge des von einem Nektarium oder in einer Blüte produzierten Nektars zu beobachten: von kaum nachweisbaren winzigen Tröpfchen sind alle Übergänge vorhanden bis zu Massen, die in reichlicher Menge aus den Blüten herabtropfen oder herausfließen; dies kommt namentlich bei Blüten vor, welche durch Kolibris oder ähnliche Vögel bestäubt werden, wie die *Agave-* und *Melianthus-*Arten (Fig. 3). Der von den Honigbienen eingesammelte Nektar wird von ihnen zur Bereitung des Honigs verwendet, wobei ein großer Teil des Wassers durch Verdunstung entfernt, der Rohrzucker durch die Wirkung des Bienenspeichels in Fruchtzucker umgewandelt, und zur Konservierung des Honigs etwas Ameisensäure zugesetzt wird.

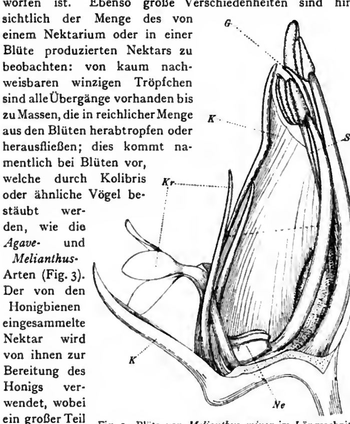


Fig. 3. Blüte von *Melianthus minor* im Längsschnitt. Der von dem Nektarium *Ne* ausgeschiedne schwärzliche Nektar erfüllt den ganzen Blütengrund bis zu der punktierten Linie. *K* Kelchblätter, *Kr* Kronblätter, *St* Staubblätter, *G* Griffelspitze. 4fach vergr.

An Stelle des offen abgeschiedenen Nektars halten die Blumen bisweilen zuckerreiche Säfte für die Insekten bereit, die sie durch Anbohren der Gewebe gewinnen müssen. Dazu sind nur solche Insekten imstande, deren Mundwerkzeuge sich zum Bohren verwenden lassen, wie Immen, Schmetterlinge und einige Fliegenfamilien, und nur, wenn über eine derartige Tätigkeit der Insekten bestimmte Beobachtungen vorliegen, wie z. B. bei *Orchis* (Fig. 111), *Cytisus* u. a., wird man bei der allgemeinen Häufigkeit des Vorkommens von gelösten Zuckerarten im Zellsaft der Pflanzen berechtigt sein, in dieser Form der Zuckerproduktion eine im Zusammenhang mit der Bestäubung stehende Einrichtung zu erblicken.

Der Nektar kann nun aber, mag es sich um offen ausgeschiedenen oder in Geweben eingeschlossenen handeln, in den Blumen durchaus durch anderweitige Genußmittel, die den Besuchern dargeboten werden, ersetzt sein. Ein verhältnismäßig nicht seltenes Ersatzmittel, welches namentlich bei tropischen *Orchideen*, aber auch bei verschiedenen einheimischen Pflanzengruppen sich findet, sind die Futterhaare, die in ihrem Zellinhalt reichliche Mengen von Eiweiß und Fett führen und eine auffallend zarte Membran besitzen; sie lassen sich von ihrem Fuß leicht abheben und von Insekten einsammeln. Ihnen stehen Futtergewebe nahe, die in Form von Schwielen, Buckeln oder Warzen ebenfalls bei *Orchideen* (Fig. 135 B u. F) vorkommen, aus aufgelockerten, an Eiweiß und Fett reichen Zellen bestehen und zum Abweiden durch Insekten bestimmt sind. In einigen seltenen Fällen wird imitierter Pollen in den Blüten gebildet, eine mehlartig lockere, gelbe oder weiße Masse, die aus fast ganz isolierten Zellen besteht und durch Auseinanderbrechen vielzelliger Haare sich ausbildet. Auch süße Gallertmassen, die an Bananenblüten auftreten, sind als Ersatz für Nektar aufzufassen, und schließlich die bei einigen südbrasilianischen *Orchideen* beobachteten Zellen zu erwähnen, welche in der Blüte weißes vegetabilisches Wachs absondern und diesen den Immen für ihren Zellenbau notwendigen Stoff darbieten.

Endlich geht aus zahlreichen Beobachtungen hervor, daß gewisse Blumen nicht nur um der darin enthaltenen Nahrung willen, sondern auch deswegen von Insekten aufgesucht werden, weil sie diesen einen Schlupfwinkel bei ungünstiger Witterung oder ein Obdach für vorübergehende Zeit gewähren. Doch ziehen die Blüten von solchen Herbergsgästen in der Regel keinen erheblichen Nutzen, weil die Tiere viel zu lange in den einzelnen Blumen verweilen, um als erfolgreiche Bestäuber tätig sein zu können. Nur einzelne eigenartige Vorrichtungen werden wir noch kennen lernen, die darauf abzielen, kleine Mückenarten in einer solchen Weise in dem aufgesuchten Obdach zurückzuhalten, daß es für sie zu einem Gefängnis wird, welches sie nicht eher verlassen dürfen, bis sie die Bestäubung vollzogen haben.

Zu den geschilderten Anlockungsmitteln, welche den Blumen in mehr oder weniger vollkommener Weise den Besuch der Bestäuber sichern, treten nun noch bestimmte Struktureigentümlichkeiten der männlichen und weiblichen Blütenorgane, welche geeignet sind, bei stattfindendem Insektenbesuch die Bestäubung auch tatsächlich herbeizuführen. Da diese hier auf ganz anderem Wege vermittelt wird als bei den Windblütlern, so ist es verständlich, daß bei den Entomogamen Pollen und Narbe eine andere Beschaffenheit zeigen als bei den Anemogamen.

Der Pollen ist nur selten, und dann im Einklang mit ganz bestimmten Bestreuungseinrichtungen (bei *Ericaceen*, *Borraginaceen*, *Scrophulariaceen* u. a.), pulverig und trocken; gewöhnlich zeigt er zwar eine lockere Konsistenz, ist aber leicht zusammengeballt und etwas klebrig. Hierdurch wird er geschickt, zunächst auf der geöffneten Anthere haften zu bleiben und hier längere Zeit hindurch dargeboten zu werden, dann aber an dem in der Regel haarigen Körper der blumenbesuchenden Insekten lange genug hängen zu bleiben, um von einer Blüte zur andern verschleppt werden zu können. Diese Beschaffenheit des Blütenstaubes wird dadurch zuwege gebracht, daß die einzelnen Pollenkörner

durch Öltröpfchen oder andere klebrige Stoffe lose zusammengehalten werden und außerdem eine rauhe oder wenigstens unebene Oberfläche besitzen. Von den beiden Häuten nämlich, welche den dichten Inhalt des Pollenkornes umschließen, zeigt die äußere bei den Entomogamen eine je nach den verschiedenen Pflanzenarten sehr mannigfaltige, charakteristische Oberflächenbeschaffenheit (Fig. 4) durch Ausbildung von außen aufgesetzten Wärzchen, Stacheln, Leisten, Kämmen u. ä., eine Skulptur, welche es in Verbindung mit den Verschiedenheiten der Größe, Form und Färbung der Pollenkörner ermöglicht, durch mikroskopische Untersuchung ihre Abstammung von einer bestimmten Pflanzenart festzustellen. Da Blütenstaub von solcher Beschaffenheit nicht leicht vom Winde ausgeblasen werden und verloren gehen kann, da ferner durch die gesamte Blütenkonstruktion dafür gesorgt ist, daß bei Insektenbesuch die Narbe mit der für die Befruchtung nötigen Pollenmenge belegt wird, so

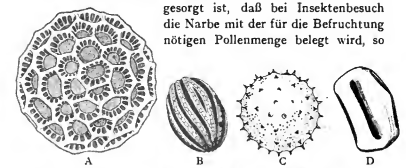


Fig. 4. Pollenkörner von A *Cobaea scandens*, B *Strobilanthes Deyerianus*, C *Abutilon Darwini*, D *Viola tricolor*. 250fach vergr.

braucht mit der Produktion von Pollen keine solche Verschwendung mehr getrieben zu werden, wie bei den Windblütlern: die Staubblätter in einer Blüte sind oft weniger zahlreich, die Staubbeutel kleiner, die Menge des in ihnen ausgebildeten Pollens geringer.

Auch das weibliche Organ läßt in der Struktur der Narbe bestimmte bezeichnende Merkmale der Insektenblütigkeit erkennen. Nicht mehr darum handelt es sich, den in der

Luft schwimmenden Pollen mit der Narbe aufzufangen, sondern solchen, der durch Insektentätigkeit mit ihr in Berührung kommt, mit Sicherheit auf ihr festzuhalten. Dazu braucht die Narbenfläche nicht besonders groß zu sein, wohl aber trägt sie entweder eine zarte flaumige Behaarung, oder in den meisten Fällen nimmt ihre Oberfläche eine

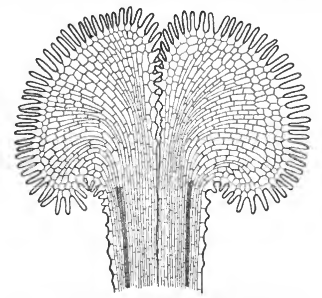


Fig. 5. Narbe von *Primula acaulis* (langgriffelige Form) im Längsschnitt mit den Narbenpapillen. 60fach vergr.

papillöse Beschaffenheit an (Fig. 5) und bedeckt sich mit einer schleimigen, klebrigen Ausscheidung, der Narbenflüssigkeit. Diese ist nicht nur in hohem Grade geeignet, auf sie gelangende Pollenkörner festzuhalten, sondern sie auch zum Austreiben der Pollenschläuche anzuregen. Gewöhnlich ist an insektenblütigen Pflanzen der Zeitpunkt, in dem die Narbe vollkommen entwickelt und zur Aufnahme von Pollen bereit ist, eben daran zu erkennen, daß sie sich mit der im Sonnenlicht glänzenden Narbenflüssigkeit bedeckt.

KAPITEL IV.

DIE BLUMENSUCHENDEN INSEKTEN UND IHRE KÖRPEREINRICHTUNGEN.

In der Tierklasse der Insekten, die an Arten und Formen reicher ist als alle andern Klassen zusammen, finden sich nur einzelne Gruppen aus verschiedenen Abteilungen, die sich in bald sehr stark, bald weniger ausgeprägter Weise der Gewinnung von Blumennahrung angepaßt haben. Sie finden sich unter den Hautflüglern, Schmetterlingen, Zweiflüglern und auch unter den Käfern.

Sind wir nun zu der Annahme berechtigt, daß jene Wirkungen, welche die Blumen durch ihre Augenfälligkeit und ihren Duft auf die menschlichen Sinne ausüben, sich in gleicher oder wenigstens ähnlicher Weise auch den Blumeninsekten gegenüber geltend machen? Sind diese in der Tat in einer besonderen Weise zur Erlangung von Blumennahrung ausgerüstet? Sind sie zugleich mit besonderen Eigenschaften und Fähigkeiten ausgestattet, um beim Aufsuchen und Gewinnen von Nahrung in den Blumen auch die Bestäubung zu vollziehen? Und wenn das der Fall ist, mit welchen Abänderungen treten diese Eigenschaften bei den Angehörigen der einzelnen Insektengruppen auf, die in ihrem Körperbau große Abweichungen voneinander zeigen? In welchem Umfang endlich lassen sich Wechselbeziehungen zwischen Blumen und ihren Bestäubern erkennen, d. h. Zusammenhänge bestimmter morphologischen und biologischen Eigenschaften der Blumenbesucher mit gewissen Konstruktionen und Lebenserscheinungen der von ihnen besuchten Blumen?

Diese Fragen und die an ihre Beantwortung sich weiter anknüpfenden Folgerungen sind es, die wir zuerst im all-

gemeinen zu behandeln und später für eine Auswahl von besonders lehrreichen Einzelfällen näher zu erörtern haben werden.

Daß Größe, Form, Farbe, Zeichnung und Geruch der Blumen eine Anziehung auf blumenbesuchende Insekten ausüben, läßt sich mit zu zahlreichen Erfahrungen belegen, als daß daran noch ein Zweifel möglich wäre. In welchem Grade jedoch jene Faktoren einzeln für sich wirken und welche Rangordnung sie an Wichtigkeit einnehmen, darüber sind bis in die neueste Zeit zahllose Untersuchungen angestellt, sehr verschiedene Ansichten geltend gemacht und oft mit großer Lebhaftigkeit verfochten worden. Häufig haben sich die Beobachter zu vorschnellen Verallgemeinerungen verleiten lassen und aus ihren Erfahrungen zu weit gehende oder einseitige Schlüsse gezogen. Denn es leuchtet ein, daß die verschiedenen Gruppen von Blumeninsekten, die mit recht verschiedenartigen Gesichts- und Geruchsorganen ausgerüstet und mit sehr verschiedener Bewegungsfähigkeit begabt, auch bald mit größerer, bald mit geringerer Klugheit ausgestattet sind, sich den Anlockungsmitteln der Blumen gegenüber jedenfalls nicht gleich verhalten werden. Um diese Beziehungen zwischen Blumen und Insekten richtig zu verstehen, wird es zunächst notwendig sein, die Seh- und Riechorgane der Insekten nach ihrem anatomischen Bau und ihrer Leistungsfähigkeit kennen zu lernen. Denn sie zeigen eine so durchaus andersartige Konstruktion als bei den Wirbeltieren und also auch bei uns Menschen, daß die Frage sehr berechtigt erscheint, ob wir von unseren Sinneswahrnehmungen auf analoge bei den Insekten schließen dürfen.

Die Augen der Insekten sind von zweierlei Art und werden als Hauptaugen und Nebenaugen unterschieden. Bei den blumenbesuchenden Insekten, auf die sich die folgenden Bemerkungen allein beziehen, sind in der Regel beide Arten von Augen vorhanden; die Hauptaugen (Fig. 6 *A*) stehen zu 2 an beiden Seiten des Kopfes und werden deshalb oft auch Seitenaugen genannt, die Nebenaugen (Fig. 6 *N*)

liegen meist zu 3 in der Stirn- oder Scheitelgegend des Kopfes (daher auch als Stirnaugen bezeichnet) zwischen den Hauptaugen und sind viel kleiner als diese.

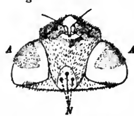


Fig. 6. Kopf der Schwebfliege *Eristalis tenax* von oben gesehen, mit Hauptaugen *A* und 3 punktförmigen Nebenaugen *N*. 6fach vergr.

Die Hauptaugen (Seitenaugen, Facettenaugen) sind oft von verhältnismäßig bedeutender Größe, an ihrer Oberfläche flach oder gewölbt und „facettiert", d. h. sie zeigen sehr kleine, erst mit der Lupe oder dem Mikroskop wahrnehmbare Feldchen von meist sechseckiger oder viereckiger Form, die Facetten (Fig. 7), deren Größe zwischen 0,016 und 0,094 mm schwankt, während ihre Zahl von etwa 100 bis zu 27000 betragen kann. Jede Facette bildet die äußere Endfläche eines stäbchenförmigen Organes, welches als Augenglied (Ommatidium) bezeichnet wird und selbst einen wundervoll eingerichteten feineren Bau aufweist. Es besteht nämlich (Fig. 8 B) aus dem am weitesten nach außen liegenden und an seinem Ende die Facette tragenden Hornhautzylinder (*c*), dem sich nach innen ein in schwarzes Pigment (*p*) eingebetteter Kristallkegel (*k*) anschließt, auf welchen weiter ein Sehstäbchen folgt. Es ist an seinem oberen Ende hell, unten dunkel gefärbt und besteht aus 4—7 Retinula-Zellen (*rl*), die einen zentralen Sehstab umschließen; dieser ist mit seiner Spitze gegen das Ende des verkehrt-kegelförmigen Kristallkegels gerichtet und sitzt mit seinem Grunde den zahlreichen Ausläufern des kräftigen Augen-Nervenknotens auf. Die Augenglieder stellen jedes für sich ein selbständiges einfaches Auge dar und sind so nebeneinander

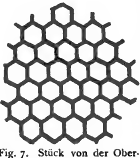


Fig. 7. Stück von der Oberfläche eines Facettenauges der Stubenfliege. 150fach vergrößert.

angeordnet, daß das Facettenauge folgende von außen nach innen aufeinander folgende Zonen aufweist (Fig. 8 A): zuerst die Hornhaut (Cornea), hierauf die sehr dunkle Zone der Kristallkegel, dann die die Sehstäbe enthaltende Netzhautschicht (Retina) mit den Nervenendigungen. Die Retina befindet sich innen oberhalb des Augengrundes, ihr Boden ist eine durchlochte Haut, durch deren Löcher die Nerven aus dem Augen-Nervenknoten (Fig. 8 A bei *go*) an die Sehstäbe treten; dieser Nervenknoten setzt sich nach innen in den Sehnerv (*no*) fort, der die im Auge empfangenen Eindrücke zum Bewußtsein bringt.

Die Nebenaugen (Ozellen) sind insbesondere bei den gern fliegenden Insekten vorhanden, so bei den Hautflüglern, den meisten Zweiflüglern, vielen Schmetterlingen und einigen Käfern. Die Nachtschmetterlinge besitzen ihrer nur 2, die Hautflügler 3 in ein Dreieck gestellte. Sie sehen wie kleine Pünktchen aus, sind nicht facettiert, sondern glatt, entsprechen aber auch nicht einem einfachen Auge, da sie wie die Hauptaugen aus einer Anzahl von Augengliedern bestehen, die jedoch von einer einfachen glatten Haut überdeckt sind.

Fig. 8. Anatomischer Bau des Insektenauges.
A Durchschnitt durch das Auge eines Kammhornkäfers, vergr. B einige Augenglieder aus dem Auge des Maikäfers, stark vergr. *au* das Facettenauge, *or* ein Teil seiner chitinösen Umwallung, *c* durchsichtige Hornhaut, *cl* die Hornhautlinsen, aus denen sie besteht, *k* Schicht der Kristallkegel (in Fig. B), welche von Pigment *p* umhüllt sind, *pg* Pigmentzellen, *rt* Schicht der Sehstäbe, welche in ihrem unteren Teil in Pigment stecken, *nbs* Schicht der zu den Sehstäben verlaufenden Nervenstränge, *go* das kugelförmige Ende des Sehnerven, *no* der Sehnerv, *tr* zwei zu den Augen gehörige Luftröhrenäste. Nach Kolbe.

Die Frage, wie die Form- und Farbenempfindung der Insekten beschaffen sei, die in den kurz beschriebenen

Sehwerkzeugen zustande kommt, gehört zu den schwierigsten der Physiologie und ist bis zum heutigen Tage lebhaft umstritten. Jede Facette des Auges mit dem zu ihr gehörigen Sehstab empfängt einen Eindruck von den im Gesichtskreis des Insektes befindlichen Gegenständen; wegen der Pigmentumhüllung treten die an der Facette eindringenden Lichtstrahlen nicht in ein benachbartes Augenglied über, und da die Augen unbeweglich sind, so kann durch jede Facette nur ein Teil des ganzen zu sehenden Gegenstandes aufgenommen werden. Erst durch das Zusammenwirken aller dem Gegenstand gegenüberstehenden Facetten und der zugehörigen Augenglieder wird das ganze Bild des Objektes erzeugt. Demnach verhält sich ein zusammengesetztes Insektenauge physiologisch wie ein einfaches Auge; auf seiner Netzhaut entsteht ein aufrechtes, zusammengesetztes, mosaikartiges Bild. Der Kristallkegel sammelt die einfallenden Strahlen an seiner Spitze auf dem Ende des dünnen Sehstabes, wirkt also als Kondensator auf das empfindende Element; im Sehstab werden die Lichtstrahlen durch totale Reflexion am seitlichen Austreten gehindert und an die Enden der Nervenfasern gebracht. Aus diesen Verhältnissen folgt, daß die Zahl und Größe der Facetten für ein deutliches Sehen maßgebend sein muß: viele kleine Facetten vermindern zwar die Intensität des Lichtes, erhöhen aber dafür die Deutlichkeit des Sehens. Ist ferner das Auge stark gewölbt, so vergrößert sich sein Gesichtsfeld, es werden weniger Facetten von den Lichtstrahlen eines und desselben Punktes des Gegenstandes getroffen, das Gesichtsfeld einer Facette scheidet sich schärfer von dem der benachbarten, und das muß ein deutlicheres Sehen zur Folge haben.

Aus Versuchen, die mit Honigbienen angestellt wurden, darf man den Schluß ziehen, daß die Nebenaugen den allgemeinen Eindruck hellen Lichtes vermitteln und die Insekten zum freien Flug in den unbeschränkten Luftraum hinaus befähigen, während die Hauptaugen nur ein eng begrenztes Gesichtsfeld haben und zur Wahrnehmung in der Nähe dienen.

Im übrigen weisen die vorliegenden Beobachtungen an verschiedenen Insekten darauf hin, daß die Konturen der Gegenstände von ihnen erst auf kurze Entfernungen, Farben dagegen noch weiter als auf 1—2 m, von der Honigbiene sogar unter Umständen wahrscheinlich weiter als auf 8—10 m wahrgenommen werden; sie sieht einen Gegenstand aus um so größerer Entfernung, je augenfälliger er auch dem Menschen erscheint. Die viel erörterten Versuche von Plateau, wonach die Farben der Blumen so gut wie gar keine Anlockung auf Blumeninsekten ausüben sollten, darf man als irrig gedeutet und widerlegt ansehen.

Daß neben dem Gesichtssinn der Geruchssinn bei den Insekten eine sehr wichtige Rolle spielt, wenn es sich um die Auffindung von Blüten handelt, ist noch von niemandem bezweifelt worden; über den Grad der Anziehung aber, welche die Blumendüfte geltend machen, läßt sich unschwer feststellen, daß bei verschiedenen Insektengruppen die Dinge sehr verschieden liegen, daß manche vorwiegend Augentiere, andere in viel höherem Maße Riechtiere sind.

Die Werkzeuge zur Wahrnehmung von Düften sind bei den Insekten die Fühler, an denen sich außerdem auch die Gehörorgane befinden. Die Fühler sind bei den einzelnen Insektengruppen nach Form und Struktur in größter Mannigfaltigkeit ausgebildet. Sie stehen zu zwei am Kopfe des Tieres, gewöhnlich zwischen dem Grunde der Oberkiefer und den Hauptaugen, also vor diesen, bisweilen auch auf der Stirn neben den Augen. Sie haben (Fig. 9) das Aussehen von Borsten, Hörnern, Keulen usw. und bestehen aus einer verschieden großen Zahl von Gliedern, die durch Gelenke miteinander verbunden sind. Die beiden untersten Glieder unterscheiden sich durch Bau und Funktion von den höher stehenden; das unterste wird als Schaft, das folgende als Verbindungsglied bezeichnet, die übrigen bilden miteinander den Faden oder die Geißel des Fühlers. Die Geruchs-Sinnesorgane befinden sich nur an den Geißelgliedern, entweder über ihre ganze Oberfläche zerstreut oder auf das Ende

einzelner Glieder beschränkt; sie bestehen aus borstenförmigen oder kegelförmigen Haaren, Gruben und Membrankanälchen (Fig. 10), und diese Einzelorgane sind bei den verschiedenen Insektenklassen von verschiedenartiger Ausbildung. Die Zahl der Geruchsgrübchen und Geruchskegel wechselt von 2—5, wie sie sich an jedem Fühler einer Bohrfliege finden, bis zu 14 000—15 000 Grübchen und etwa 200 Kegeln an einem Fühler der Honigbiene und 39 000 Grübchen an den Fühlerblättern des Maikäfers. Am Grunde des Fühlernerven, dort wo er vom Gehirn ausgeht, ist das Zentrum des Riechvermögens; hier befinden sich die sog. Geruchskörper, eigentümliche rundliche Ballen, deren jeder von einer

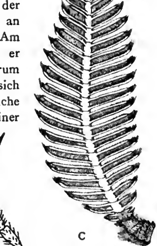


Fig. 9. Fühler A von einer Honigbiene, 15fach vergr., B von einer Tanzfliege *(Empis livida)*, 30fach vergr., C von einem Schmetterling *(Saturnia pavonia*, Männchen*)*, 10fach vergr.

Lage von Fasern umgeben ist, die in die Ballen eindringen und sich dort verzweigen.

Der Geruchssinn ist bei manchen Insekten sehr fein ausgebildet, und nicht selten ist er es vorzugsweise, der die Blumenbesucher auf die Blumen aufmerksam macht und zu ihnen hinführt. Aber ohne Zweifel reagieren verschiedene Insekten sowohl auf Düfte wie auf Farben ganz verschieden, so daß eine Verallgemeinerung keineswegs zulässig ist; jeder der beiden Faktoren hat in seiner Sphäre und für bestimmte

Insekten die größere Anziehungskraft. Insekten, die eine laufende Lebensweise haben, müssen für Düfte empfänglicher sein als für Farben, weil der Boden gleichmäßig abgetönt ist, und der Duft ihm infolge der Porosität besser adhäriert als der Luft. Bei fliegenden Insekten, besonders wenn sie eine lange Lebensdauer besitzen, wird sich dagegen der Gesichtssinn in dem Maße verschärfen, als der Flug an Geschwindigkeit zunimmt.

Im allgemeinen wird man sagen können, daß die Anlockung der Blumeninsekten auf weite Entfernungen durch den Geruch erfolgt; ist das Tier in den Duftkegel einer Blüte gelangt, so sieht man es in seinem Fluge sich gegen die Richtung der Luftströmung wenden, wodurch es sich der Blüte nähert. Deren eigentliches Aufsuchen in der Nähe geschieht dann mit Hilfe des Gesichtssinnes. Von den einzelnen Insektenordnungen scheinen die Schmetterlinge vorzugsweise, die *Musciden* ausschließlich durch den Duft angelockt zu werden, die *Syrphiden* mehr durch die Farbe; auch die Honigbiene dürfte ein schlechtes Geruchsvermögen besitzen. Unter den fliegenden Insekten, die als Blumenbestäuber ja allein in Betracht kommen, lassen sich nach der Ausbildung ihrer Sinnesorgane und nach ihrem Benehmen zwei allerdings nicht streng voneinander getrennte Gruppen unterscheiden: die biologisch niederen, die durch kurzen Flug, kurze Lebensdauer im Endstadium als Imago, hohes Geruchsvermögen und geringes Sehvermögen gekennzeichnet sind, und die biologisch höheren, die sich durch einen langen direkten Flug, verhältnismäßig lange Lebensdauer und einen scharfen Gesichtssinn auszeichnen.

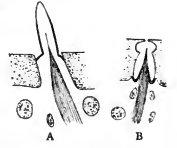


Fig. 10. Geruchshaar (A) und Geruchsgrübchen (B) vom Fühler einer Honigbiene im Durchschnitt. 1000fach vergr. Nach Schenk.

Sind nun die Blumeninsekten auf einer Blüte angelangt, so gilt es für sie, die darin enthaltene Nahrung aufzufinden und auszubeuten. Zu dieser Tätigkeit, die sie an den einzelnen Blumenarten durch Herumprobieren und Erfahrung erlernen müssen, sind die Blütenbesucher durch Körpereigenschaften wie durch ihre Klugheit, durch ihre Bedürfnisse und Gewohnheiten in äußerst verschiedenem Grade befähigt. Die einen beuten die Blüten im Schweben, andere im Sitzen, wieder andere indem sie in ihnen umherkriechen aus — Verschiedenheiten, die es natürlich mit sich bringen, daß die Blütenorgane von den Besuchern in verschiedener Weise und mit verschiedenen Körperteilen berührt werden müssen. Nach der Beschaffenheit der Mundteile, dem Vorhandensein und der Ausbildung eines Haarkleides, nach der Körpergröße, der Häufigkeit der Blumenbesuche und der Lebhaftigkeit während derselben unterscheidet C. Verhoeff folgende 6 Anpassungsstufen unter den blumenbesuchenden Insekten:

1. Die *Hemipteren*, *Neuropteren*, *Panorpinen*, *Trichopteren*, *Dermapteren* und ein Teil der *Koleopteren*. Ihre Mundteile zeigen noch keine entschiedenen Anpassungen an die Blüten, ebensowenig das Haarkleid, und die Lebhaftigkeit und Intensität des Besuches ist sehr gering.

2. Viele *Koleopteren*, die *Orthorraphen* unter den *Dipteren* (mit Ausnahme der *Empiden* und *Bombyliiden*), von den *Musciden* die *Acalypteren*, von den *Hymenopteren* die *Phytophagen*, *Entomophagen* und *Formiciden*. Deutliche Anpassungen der Mundteile und des Haarkleides fehlen ebenfalls, aber die Lebhaftigkeit und Intensität des Besuches ist bedeutend gesteigert.

3. Die *Fossoria*, *Chrysididen* und *Vespiden* unter den *Hymenopteren*, die *Empiden*, *Bombyliiden*, *Syrphiden*, *Conopiden* und *Muscidae-Calypterae* unter den *Dipteren*, einige *Koleopteren*. Mundteile oder Haarkleid zeigen mehr oder weniger deutliche Anpassungen an die besuchten Blumen; alle sind regelmäßige Blumenbesucher.

4. Die kurzrüsseligen *Apiden* (mit eingestaltigen Lippentastern). Mundteile und Haarkleid sind weitgehend an die Blumen angepaßt; sowohl die Tiere wie ihre Larven sind von den Blumen so abhängig, daß sie ohne diese nicht existieren können; sie sind regelmäßige und sehr eifrige Bestäuber.

5. Die langrüsseligen *Apiden* (mit zweigestaltigen Lippentastern). Die Mundteile sind außerordentlich verlängert, das Haarkleid meist sehr stark entwickelt; wie die vorige Gruppe sind sie nebst ihren Larven ohne Blumen nicht existenzfähig; durch verschiedene Vervollkommnungen ihres Sammelapparates ist ihnen ein noch lebhafterer und für sie und die Blumen noch ergiebigerer Besuch ermöglicht; ihre Ausdauer und Emsigkeit ist die allergrößte.

6. Die *Lepidopteren*. Die regelmäßigen Blumenbesucher unter ihnen zeichnen sich durch einen langen, einrollbaren Rüssel aus. Als entwickelte Insekten sind sie von den Blumen abhängig; da sie aber ihrer Nachkommenschaft keine Fürsorge angedeihen lassen, so ist ihre Lebhaftigkeit im Blumenbesuche weit geringer als die der Gruppen 4 und 5.

Noch übersichtlicher ist die von E. Loew gegebene Einteilung der Blumenbesucher, der nach ihrer Blumentüchtigkeit und dem davon abhängigen, mehr oder weniger günstigen Erfolg ihrer Besuche für den Vollzug der Bestäubung folgende Anpassungsstufen der Insekten unterscheidet, denen in den Gruppen 1—3 analoge Anpassungsstufen der Blumen entsprechen.

1. Allotrope Insekten, d. h. ungleichartig angepaßte Besucher von geringem Wert für die Bestäubung. Besondere Körperausrüstungen zur Ausbeutung der Blumen fehlen ihnen oder sind nur andeutungsweise entwickelt. Neben den Blumenstoffen genießen sie auch anderweitige Nahrung bisweilen in größerem Umfange und treten gelegentlich auch blumenverwüstend auf. Ihre Bewegungen beim Blumenbesuch sind meist unregelmäßig und nehmen nur bei den höher angepaßten Formen an Stetigkeit zu. Diese Stufe umfaßt (die 1. und einen Teil der 2. Gruppe von Verhoeff)

die Mehrzahl der *Koleopteren*, die gelegentlich Blumen besuchenden *Hemipteren*, *Neuropteren* und *Orthopteren*, von den *Dipteren* die blumenbesuchenden *Nematocera*, die *Stratiomyiden*, *Tabaniden*, *Leptiden*, *Thereviden*, *Empiden*, *Dolichopodiden* und *Musciden*, von den *Hymenopteren* die *Entomophagen*, *Phytophagen*, die Gattungen *Vespa* und *Polistes*, sowie die kurzrüsseligen Grabwespen (*Crabronidae*) und Goldwespen (*Chrysididae*).

2. Hemitrope Insekten, d. h. halb-einseitig angepaßte Besucher von mittlerem Wert für die Bestäubung. Bei ihnen sind schon deutliche Ausrüstungen für erfolgreiche Blumenausnutzung erkennbar, aber noch viel schwächer ausgeprägt als auf der folgenden Stufe; die Bewegungen beim Blumenbesuch sind gewandt, erfolgen aber nicht mit der Regelmäßigkeit und Stetigkeit wie bei der folgenden Gruppe. Zu ihnen gehören (Verhoeffs Gruppe 4 ganz, 3 und 6 größtenteils) von *Hymenopteren* die langrüsseligen Grab- und Goldwespen, die *Vespidae-Solitariae* und die kurzrüsseligen *Apiden*, von den *Dipteren* die *Conopiden*, *Bombyliiden* und *Syrphiden*, endlich die *Lepidopteren* mit Ausnahme der *Sphingiden*.

3. Eutrope Insekten, d. h. völlig einseitig angepaßte Besucher von höchstem Wert für die Bestäubung. Ihre Körpereinrichtungen und Gewohnheiten befähigen sie ebensowohl zur vollkommenen Ausnutzung der Blumen, wie auch zu erfolgreicher Bestäubung und insbesondere Fremdbestäubung in hohem Grade; ihre Blumenbesuche führen sie mit größter Stetigkeit und Regelmäßigkeit der Bewegungen aus. In diese Gruppe gehören (5 und ein kleiner Teil von 6 bei Verhoeff) nur die langrüsseligen *Apiden* und von den Faltern die *Sphingiden*.

4. Dystrope Insekten, d. h. für die Bestäubung ungeeignete Besucher. Sie verwüsten entweder die Blütenteile durch Zerfressen oder haben Gewohnheiten, die für den Eintritt der Bestäubung hinderlich sind. Hierher gehören viele Insektenlarven, Käfer, Blattläuse, Blasenfüße und

wohl auch die Ameisen; zum Schutz gegen ihre Angriffe haben sich bei vielen Pflanzen die früher erwähnten Einrichtungen ausgebildet, durch die ihnen der Zutritt zu den Blüten verwehrt werden soll. Zu ihnen muß man auch einige ihrem Körperbau nach durchaus eutrope Insekten rechnen, die aber nachträglich die Gewohnheit des Blumenverwüstens oder des Nektarstehlens angenommen haben, wie das bei einigen Hummeln der Fall ist; Loew hat sie als pseudodystrope Insekten bezeichnet.

Abgesehen von den in diesem Abschnitt geschilderten allgemeinen Eigenschaften zeigen nun die blumenbesuchenden Insekten entsprechend ihrer Zugehörigkeit zu höchst verschiedenen Ordnungen und Familien dieser größten aller Tierklassen so weit gehende Verschiedenheiten in ihrem Körperbau, ihren Bedürfnissen und Gewohnheiten, endlich in ihrer geistigen Begabung, daß es notwendig ist, nach diesen Gesichtspunkten und mit Rücksicht auf ihre Rolle als Bestäuber von Blumen die wichtigsten Hauptgruppen gesondert zu betrachten.

1. Die Hautflügler (Hymenoptera)

stehen an Wichtigkeit unter allen Blumeninsekten weitaus obenan. Etwa die Hälfte aller als Blumenbesucher beobachteten Insekten, sowohl in Europa (46,9 %) wie auch in andern Erdteilen (52,5 %), gehört der Artenzahl nach dieser Ordnung an; aber noch viel bedeutender erscheint ihre Rolle, wenn man berücksichtigt, daß sich unter ihnen diejenigen Insekten befinden, die der Ausbeutung von Blumennahrung am meisten angepaßt sind, Bestäubungen mit größter Sicherheit vollziehen und in größter Individuenanzahl auftreten. Dies gilt vorzugsweise von der Familie der Immen *(Apidae)*, deren hervorragendste Vertreter, die Bienen und Hummeln, hier einer näheren Betrachtung unterzogen werden sollen.

Wie die übrigen Immen, so sind auch die Honigbienen *(Apis mellifica)* nicht nur in ihrem Endstadium als weibliche,

männliche und Arbeitsbienen auf Blütennahrung angewiesen, sondern sie ziehen auch ihre Brut mit Pollen und Nektar auf, so daß große Mengen dieser beiden Nahrungsstoffe zur Ernährung des volkreichen Bienenstaates, dessen Larven sich zudem sehr schnell entwickeln, erforderlich sind. Das Aufsuchen und die Herbeischaffung dieser Nahrung fällt den Arbeitsbienen zu, welche infolge der Einrichtungen des Bienenstaates schon vom ersten Frühjahr an bis zum Spätherbst jederzeit in so großer Anzahl verfügbar sind, wie bei keiner andern Apide. Deshalb sind die Arbeiter der Honigbiene bei uns die häufigsten und eifrigsten von allen Blumenbesuchern. Die Drohnen kommen wegen ihrer geringen Zahl und kürzeren Lebensdauer, namentlich aber, weil sie ihre Nahrung nicht selbständig suchen, sondern sich von den Arbeitern füttern lassen, als Blumenbesucher ebensowenig in Betracht wie die im Stock verbleibende Königin. Die Arbeitsbienen dagegen zeigen eine vorzügliche Ausrüstung zum Auffinden und Einsammeln von Pollen und Nektar: die Schnelligkeit ihres Fluges, ihre sprichwörtliche Emsigkeit, ihre trefflichen Sinneswerkzeuge und ihre geistigen Fähigkeiten erlauben ihnen ein sicheres Aufspüren der Nahrung, der bewunderungswürdig gebaute sog. Rüssel das Saugen des Nektars, besondere Vorrichtungen an ihren Beinen endlich das Einbringen des Blütenstaubes.

Von ihrer Wohnung aus fliegen die Honigbienen in der Regel 2—3 km weit aus, entfernen sich aber ausnahmsweise auch weiter als 8 km in raschem Fluge, bei dem ihre Flügel 440 Schwingungen in der Sekunde machen und den bekannten summenden Ton hervorbringen. Der Eifer, mit dem sie die Blumen absuchen, ist so leicht zu beobachten, daß er kaum durch Zahlen noch besonders belegt zu werden braucht: 30 oder 40 Besuche in einer Minute sind keine außergewöhnliche Leistung. Die Aufmerksamkeit der fliegenden Biene wird, wie früher auseinandergesetzt, von weitem durch Duft und Farbe der Blumen erregt; das Auffinden der einzelnen Blüten einer Pflanze wird wahrscheinlich durch den

Gesichtssinn vermittelt, und die Blumenfarbe ist insofern von Einfluß, als grelles Gelb der Honigbiene wenig angenehm ist, Blau und Violett von ihr bevorzugt werden. Auch das Auffinden des Nektars in den Blumen scheint der Biene vorzugsweise auf optischem Wege zu gelingen, nachdem sie nahe genug herangekommen ist. Sobald sie eine Blüte kennen gelernt hat, weiß sie sie wiederzufinden und die darin enthaltene Nahrung durch ihr dem jedesmaligen Blütenbau entsprechendes Benehmen mit fast unfehlbarer Sicherheit und Geschicklichkeit auszubeuten; sie besitzt Formen- und Farbensinn, sammelt auf ihren Ausflügen Erfahrungen und nimmt bestimmte Gewohnheiten an, ja sie lernt selbst aus den Mitteilungen ihrer Genossen. Ihrem Benehmen nach unterscheidet G. Bonnier Sucher- und Sammlerbienen, die an ihrem Fluge unterscheidbar sind; die ersteren suchen alle möglichen Gegenstände auf ihre Verwertbarkeit ab, sie erscheinen zahlreich des Morgens, werden dann aber allmählich zu Sammlerbienen, indem sie das Suchen aufgeben.

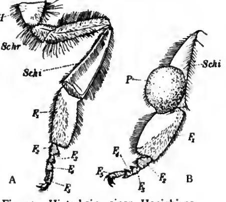


Fig. 11. Hinterbein einer Honigbiene mit dem Pollensammelapparat.

A vollständiges Bein, B sein unterer Teil mit einer im Körbchen liegenden Kugel von Weiden-Pollen *P*. *H* Hüfte, *Schr* Schenkelring, *Sch* Schenkel, *Schi* Schiene mit dem Körbchen, F_1—F_5 die 5 Fußglieder. 8fach vergr.

Große Vollkommenheit zeigen bei der Honigbiene (Taf. I, Fig. 1) die körperlichen Einrichtungen zum Pollensammeln und zum Nektarsaugen. In der Art des Einbringens von Pollen gehört sie zu den Schienensammlern, d. h. sie besitzt an ihren Hinterbeinen auf der Außenseite des 4. Gliedes, der sog. Schiene, einen Pollensammelapparat, der als „Körbchen" bezeichnet wird (Fig. 11). Die Außenfläche dieser

Hinterschienen ist glatt und glänzend und nur am Rande mit einem Zaun langer, teils aufrechter, teils einwärts gebogener Borstenhaare rings umgeben, worin mit Nektar angefeuchteter Pollen angehäuft werden kann; gerade an dieser Stelle ist der Sammelapparat den Bewegungen der Beine durchaus nicht hinderlich. Das Pollensammeln geht in der Art vor sich, daß das Insekt entweder den Blütenstaub unmittelbar aus den geöffneten Antheren mit Hilfe der aus steifen Haaren bestehenden Bürsten herausfegt, die sich am 5. Gliede, der sog. Ferse (Fig. 11 bei F_5), aller 6 Beine auf der nach innen gewendeten Seite befinden und an den Hinterbeinen besonders regelmäßig und kräftig ausgebildet sind; oder der Pollen setzt sich beim Blütenbesuch in den zarten Haaren fest, mit denen der Bienenkörper reichlich bekleidet ist und die durch ihren federigen Bau zum Festhalten der Pollenkörner besonders geschickt sind, und wird dann von dem Insekt mit großer Behendigkeit vermittelst jener Fersenbürsten zusammengekehrt. Von hier aus wird der Blütenstaub an den Mund gebracht und mit Nektar befeuchtet, um nun mit Hilfe der Vorder- und Mittelbeine in die beiden „Körbchen" befördert zu werden, bis diese angefüllt sind und die sog. „Höschen" darstellen. Eine vollständige Füllung ist durchschnittlich 3,5 mm lang und 2 mm breit und besteht je nach der Größe der Pollenkörner nicht selten aus mehr als 100 000 solchen; sie wird im Bienenstock von der eingeflogenen Biene mit den Mittelbeinen in eine Zelle abgestreift, um dann von den Hausbienen weiter verarbeitet zu werden. Eine Ladung enthält immer nur Blütenstaub von derselben Pflanzenart, woraus hervorgeht, daß sich die Honigbiene bei ihren Blütenbesuchen mit großer Beharrlichkeit an die nämliche Spezies hält — ein Umstand, der für die Befruchtung der Blumen von großer Bedeutung ist. Auch durch aufmerksame Beobachtung des Verhaltens der Bienen im Freien hat sich diese Blumenstetigkeit feststellen lassen; sie hat für das Insekt den Nutzen im Gefolge, daß es den Blütenmechanismus genau kennen

lernt und deshalb Nektar und Pollen mit dem geringsten Zeitaufwand ausbeuten kann.

Ihre Mundwerkzeuge befähigen die Honigbiene zum Beißen, Saugen und Anbohren. Die am vorderen Ende des Kopfes befindliche Mundöffnung wird oben von der auf- und abwärts beweglichen, aus einer trapezförmigen Hornplatte bestehenden Oberlippe, seitlich von den beiden kräftigen, gegeneinander beweglichen Oberkiefern, unten in der Mitte von dem vor- und rückwärts verschiebbaren Kinn nebst dessen nach vorn gerichtetem Fortsatz, der Unterlippe, und unten zu beiden Seiten von den beiden Unterkiefern umgeben. Die vorderen Teile der Unterlippe samt den dort befindlichen viergliedrigen Lippentastern und die messerförmigen Unterkiefer bilden, indem sie sich dicht aneinander legen, einen Saugapparat, der gewöhnlich als Rüssel bezeichnet wird. Er ist seitlich und hinten am Kopf beweglich befestigt durch eine Anzahl kleinerer Hebelstücke und eine dazwischen ausgespannte, weiße, dehnbare Gelenkhaut, welche an ihrem Vorderrande in die Mundauskleidung übergeht; in der Ruhe liegt der Rüssel sauber zusammengefaltet und mit der vorderen Hälfte nach unten umgeklappt in einer tiefen Aushöhlung an der Unterseite des Kopfes, und dann können die Oberkiefer zum Beißen verwendet werden. Der komplizierte Bau des Rüssels ist im wesentlichen folgender (Fig. 12 und 13): Die Unterkiefer, welche dieselbe Länge haben

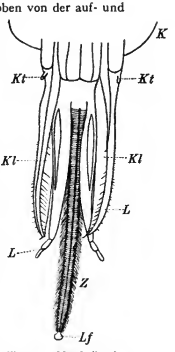


Fig. 12. Mundteile der Honigbiene von unten gesehen, Zunge und Lippentaster nicht vollständig ausgestreckt.

K Kinnwurzel, *Kt* Kiefertaster, *Kl* Kieferladen, *L* Lippentaster, *Z* Zunge, *Lf* deren Löffelchen. 20fach vergr.

wie die Unterlippe, sind durch 2 Bänder, die Zügel, mit der sog. Kinnwurzel, einem an die Basis des Kinnes angesetzten und seine Richtung fortsetzenden Chitinstück, beweglich verbunden. Sie liegen mit ihrem Grund auf einem Hebelstück, der Angel, auf und bestehen aus je einem kräftigen Basalstück, dem Kieferstamm, und einem gelenkig damit verbundenen, sensenähnlichen, wie ein Taschenmesser einklappbaren oberen Abschnitt, der Kieferlade (Fig. 12 *Kl*), die mit Wimper- und Hechelhaaren besetzt und nach unten stark gekrümmt ist. An der Verbindungsstelle dieser beiden Abschnitte befinden sich die stark verkümmerten Kiefertaster (*Kt*). Am Vorderende des Kinnes ist die sehr verlängerte Unterlippe eingefügt, die sich ebenfalls in mehrere Abschnitte gliedert, einen mittleren und zwei seitliche. Der in der Mitte liegende Teil ist die Zunge (*Z*), zu ihren beiden Seiten und auf der Unterseite sie umgebend stehen die beiden Lippentaster (*L*), deren zwei unterste Glieder vergrößert sind. Zwischen ihnen und der Zunge sind zwei kleine Nebenzungen, seitliche Anhänge am Grunde der Zunge, eingeschoben.

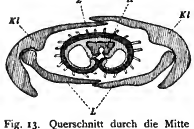


Fig. 13. Querschnitt durch die Mitte des Rüssels der Honigbiene, etwas schematisiert.

Kl Kieferladen, *L* Lippentaster, *Z* Zunge, *H* der in der Zunge liegende Hornstab. 100fach vergr. Nach Ludwig.

Unterkiefer und Lippentaster sind auf der Innenseite rinnig vertieft und können so aneinander gelegt werden, daß ihre Längsränder übergreifen und sie ein Rohr bilden, dessen Höhlung von der Zunge durchzogen wird (Fig. 13). Diese ist ein zylindrisches plattgedrücktes Gebilde, welches aus einer großen Anzahl feiner Querringe besteht und deshalb sehr beweglich ist; unterseits trägt sie eine tiefe Längsfurche, deren Ränder so nach innen eingerollt sind, daß sie zwei in der ganzen Länge nebeneinander verlaufende

enge Röhren bilden, außen ist sie mit dicht stehenden Haarquirlen besetzt und in der Mitte der Länge nach von der Spitze bis zum Grunde am Kinn von einem dünnen Hornstab durchzogen, der unten eine sehr feine, durch einen Randbesatz von Haaren zu einer Kapillarröhre umgewandelte Rinne trägt (Fig. 13 *H*). An ihrer Spitze geht die Zunge in ein kleines rundliches Anhängsel, das Löffelchen (Fig. 12 *Lf*), aus. Hinter der Mundöffnung liegt im Bienenkopf (vgl. Fig. 14) die trichterförmig erweiterte Mundhöhle, die dann in das verengte Schlundrohr übergeht; der Boden dieser

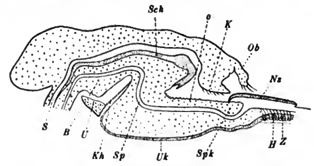


Fig. 14. Mittlerer Längsschnitt durch den Kopf der Honigbiene, etwas schematisiert.

Z Basis der Zunge, *Nz* Nebenzunge, *H* Hornstab der Zunge, *Ob* Oberlippe, *K* Mundklappe, darunter der Mund, *Sch* Schlundplatte, *o* obere Membran der Unterlippe, *S* Speiseröhre, *Uk* untere Lamelle des Kinnes, *Spk* Speichelklappe, *Sp* Speichelgang, *B* hintere Basis der Schädelaushöhlung, *U* Unterkinn, *Kh* Kehlhaut. 20fach vergr. Nach Breithaupt.

Höhlung wird vorn von der oberen Membran der Unterlippe (*o*), weiter hinten von der rauhen, hornigen Schlundplatte (*Sch*) gebildet, während das obere muskulöse Dach des Schlundes in der von der Ansatzstelle der Oberlippe (*Ob*) in den Mund herabhängenden Mundklappe (*K*) endet. Dieser fällt einmal die Aufgabe zu, den Eingang zur Schlundröhre zu schließen, indem sie sich an die Schlundplatte anlegt, sodann vermittelt sie den luftdichten Verschluß der Mundhöhle nach vorn, wenn sie sich bei vorgestrecktem Rüssel zwischen diesen und die Oberlippe ein-

schiebt und dabei eine luftdichte Verbindung der Mundhöhle mit dem Saugrohr des Rüssels herstellt. Nach hinten geht das Schlundrohr in die Speiseröhre (*S*) über, welche durch das Hinterhauptloch aus dem Kopf austritt, durch das Bruststück verläuft und sich im Hinterleib zu dem Vor- oder Honigmagen erweitert, an den sich dann der eigentliche Magen anschließt. Durch seine Muskulatur ist der Schlund in den Stand gesetzt, sich wie ein Blasebalg rhytmisch zu erweitern und wieder zusammenzuziehen und stellt also ein vollständiges, beim Schließen der Mundklappe mit dem Rüssel verbundenes Pumpwerk dar.

Der Bienenrüssel ist in ganz hervorragender Weise dazu eingerichtet, sowohl bis zu einer Länge von 6—6,5 mm ausgestreckt, wie auch beliebig verkürzt oder nach der Unterseite des Kopfes eingeschlagen zu werden. Zur vollständigen Streckung verlängern sich alle drehbaren Teile des Apparates, nämlich Angeln, Zügel, Kieferladen, Lippentaster und Zunge, soviel als möglich; zum Zwecke der Verkürzung können Angeln und Zügel nach hinten gedreht werden, die Zunge zieht sich mit einer doppelten Biegung in das hohle Ende des Kinnes zurück, und endlich kann die Zunge nebst den sie umschließenden Lippentastern und Kieferladen so nach hinten und unten zurückgeklappt werden, daß Mund, Oberkiefer und Oberlippe ungehindert arbeiten können. Beim Saugen aus tiefen Nektarbehältern und bei größter Verlängerung der Zunge wird diese nur in ihrem hinteren Teil von der aus Kieferladen und Lippentastern gebildeten Röhre umschlossen, das vordere freie Ende wird von der Biene in den Nektar getaucht, und dieser steigt in der Behaarung der Zunge und in den beiden an ihrer Unterseite liegenden Röhrchen durch Kapillarwirkung von selbst in die Höhe. Sobald die Haare der möglichst weit vorgestreckten und bis in den Grund einer Blumenröhre gesenkten Zungenspitze von Nektar durchnäßt sind, zieht die Biene durch Rückwärtsdrehen der Zügel das Kinn und mit ihm die Zunge so weit zurück, daß die Kieferladen nun eben so weit nach vorn

reichen wie die Lippentaster, und beide zusammen ein Saugrohr bilden. Fast gleichzeitig zieht die Biene durch Einstülpen der Zungenwurzel in das Kinn die Zunge in dieses Saugrohr, in welchem der Nektar durch fortschreitendes Aufrichten der Haare der Zunge gegen den Mund heraufgepreßt wird, und zugleich saugt der Schlund den Nektar an und pumpt ihn durch die Speiseröhre in den Honigmagen. Bei Erprobung eines noch unbekannten Nektars taucht die Biene nur die Zungenspitze mit dem Löffelchen ein, so daß die zu prüfende Flüssigkeit nur in der innern Kapillare der Zunge aufsteigt, aber die äußeren Haare nicht benetzt. Auch wenn der Nektar so tief liegt, daß er nur noch mit der Zungenspitze erreichbar ist, oder wenn er sich nur in sehr geringer Menge vorfindet, tritt diese Kapillare in Tätigkeit.

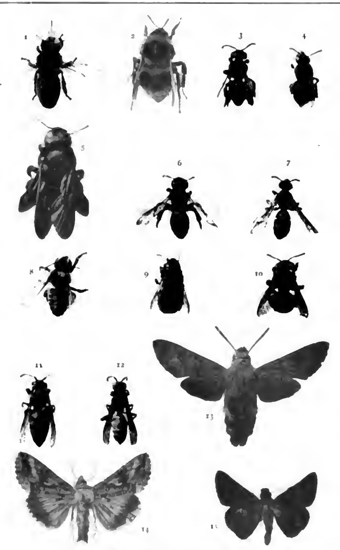
Die geschilderte Beschaffenheit des Rüssels setzt die Honigbiene in den Stand, ebensowohl offen und flach liegenden, wie auch halb verdeckten oder tiefer geborgenen Nektar mit gleicher Bequemlichkeit aufzusaugen, und nur zu Nektar, der tiefer als 6,5 mm in engen Röhren liegt, ist ihr der Zutritt verwehrt. Gerade diese mittlere Rüssellänge sichert der Honigbiene in bezug auf die Zahl der ausbeutbaren Blumen den Vorrang vor allen Mitbewerbern und erklärt es, daß sie Blumen jeder Klasse und Farbe, allerdings mit Bevorzugung der Immenblumen, besucht und ausbeutet.

Die Biene saugt in sitzender Stellung, nachdem sie sich auf einer geeigneten Stelle der Blume niedergelassen hat; beim Fliegen von einer Blüte zur andern trägt sie meist den Rüssel vorgestreckt, die Zunge aber, um sie vor jeder Verletzung zu schützen, zwischen den Kieferladen und Lippentastern geborgen. Um Pollen zu sammeln, muß sie den Rüssel völlig nach unten zusammenklappen, damit sie die Mundöffnung dicht an den Pollen bringen kann, den sie mit etwas Nektar bespeit; hieraus folgt, daß die Honigbiene niemals gleichzeitig in einer Blüte Nektar saugen und Pollen sammeln kann. Soll der Rüssel zum Erbohren von Säften aus Pflanzengeweben dienen, so können dazu die Spitzen

der Kieferladen verwendet werden, nachdem die Zunge durch Einfalten ihrer Wurzel zwischen die Lippentaster zurückgezogen worden ist.

Als nahe Verwandte und wichtige Blumenbestäuber schließen sich an die Honigbiene die Hummeln an, die Gattung *Bombus* (Taf. I, Fig. 2), deren zahlreiche Arten über die ganze Erde mit Ausnahme Australiens verbreitet sind. Wenn sie auch in ihrer körperlichen Ausrüstung zur Ausbeutung der Blumen den Honigbienen annähernd gleichkommen, ja durch bedeutendere Rüssellänge sogar zur Gewinnung von noch tiefer geborgenem Nektar befähigt sind, so müssen sie doch wegen gewisser Eigentümlichkeiten in ihrer Lebensweise und auch hinsichtlich ihrer Intelligenz in die zweite Stelle zurücktreten. Der Hummelstaat ist einjährig und wird im Frühjahr von einem überwinternden und im Herbst befruchteten Weibchen begründet, das allein die Aufzucht der ersten Brut zu besorgen hat. Erst etwa einen Monat später erscheinen junge Arbeiter, welche Blumen besuchen, und um die Mitte des Sommers Männchen. Deshalb sind die verschiedenen Geschlechter auf einen engeren, durch die Blütezeit bestimmten Blumenkreis beschränkt, und nur die Weibchen zu allen Jahreszeiten zu finden. In nördlichen Gegenden bringen es einzelne *Bombus*-Arten nicht zur Erziehung eines Volkes, sondern nur einiger Männchen und Weibchen, treten also in geringer Individuenzahl auf.

Der Pollensammelapparat der Hummeln ist, wie bei der Honigbiene, ein an der Hinterschiene ausgebildetes „Körbchen", dessen Umzäunung aber in einer weniger vollkommenen Weise aus vielen Reihen von ungeordneten Borsten besteht. Der Hummelrüssel ist im wesentlichen ebenso gebaut wie der der Honigbiene, zeigt aber bei den verschiedenen Arten recht bedeutende Längenunterschiede: er erreicht bei den Weibchen der Gartenhummel (*Bombus hortorum*) eine Länge von 19—21 mm, bei denen der Erdhummel (*B. terrestris*) nur eine solche von 9—11 mm. Bei den Arbeitern ist er um 2—5 mm kürzer als bei den Weibchen derselben Art, und bei



Häufige Blumenbesucher.

Fig. 1. Die Honigbiene, *Apis mellifica*, Arbeiter; 2fach vergr. — Fig. 2. Die Gartenhummel, *Bombus hortorum*, Weibchen; nat. Gr. — Fig. 3. Schenkelbiene, *Macropis labiata*, Weibchen; 2fach vergr. — Fig. 4. Hornbiene, *Eucera longicornis*, Weibchen; nat. Gr. — Fig. 5. Holzbiene, *Xylocopa violacea*, Weibchen; nat. Gr. — Fig. 6. Grabbiene, *Andrena flavipes*, Weibchen; 2fach vergr. — Fig. 7. Schmalbiene, *Halictus sexnotatus*, Weibchen; 2fach vergr. — Fig. 8. Tapezierbiene, *Megachile centuncularis*, Weibchen; nat. Gr. — Fig. 9. Mauerbiene, *Osmia rufa*, Weibchen; nat. Gr. — Fig. 10. Wollbiene, *Anthidium manicatum*, Weibchen; 2fach vergr. — Fig. 11. Gemeine Wespe, *Vespa vulgaris*, Weibchen; nat. Gr. — Fig. 12. Feldwespe, *Polistes gallicus*, Weibchen; nat. Gr. — Fig. 13. Taubenschwänzchen, *Macroglossa stellatarum*; nat. Gr. — Fig. 14. Ypsiloneule, *Plusia gamma*; nat. Gr. — Fig. 15. *Augiades sylvanus*, Männchen; nat. Gr.

Kirchner, Blumen und Insekten.

den Männchen noch um 1—2 mm kürzer als bei den Arbeitern. Je nach der Rüssellänge ist der Blumenbesuch der Hummelarten verschieden; im allgemeinen besuchen sie wie die Honigbiene Blumen jeder Klasse, bevorzugen aber in hohem Grade die Hummelblumen, Bienen- und Falterblumen und die bunten Blumengesellschaften, in geringerem Grade auch Blumen mit verborgenem Nektar; dagegen meiden sie Blumen mit offen liegendem Nektar, dessen Aufsaugen ihnen unbequem ist. Manche Hummeln haben, je kurzrüsseliger desto mehr, die Neigung, Kronenröhren anzubeißen und aus der hergestellten Öffnung den Nektar zu stehlen, ohne Bestäubungen zu vollziehen. Hinsichtlich der Farbenwahl bevorzugen die Hummeln in noch höherem Maße als die Honigbiene die violetten, blauen und roten Blumen vor den weißen und gelben. Die Blumenstetigkeit der Hummeln ist viel geringer als die der Honigbiene.

Unter den übrigen Immen nehmen hinsichtlich ihrer Blumentüchtigkeit die den Gattungen *Macropis* (Schenkelbiene, Taf. I, Fig. 3), *Anthophora* (Pelzbiene), *Eucera* (Hornbiene, Taf. I, Fig. 4) und *Xylocopa* (Holzbiene, Taf. I, Fig. 5) angehörigen als „Schienensammler" einen höheren Rang ein gegenüber den „Schenkelsammlern" und „Bauchsammlern". Sie alle führen eine einsame Lebensweise und gehören mit Ausnahme von einigen ausländischen Arten der Gattungen *Anthophora*, *Eucera* (und *Euglossa*), welche schwebende Blumenbesucher sind, zu den im Sitzen saugenden Insekten. *Macropis* hat wie die Honigbiene und die Hummeln die Gewohnheit, den Blütenstaub schon vor der Anhäufung in dem Sammelapparat mit Nektar zu benetzen und dadurch zusammenzuballen; ein „Körbchen" ist bei ihr aber nicht ausgebildet, sondern die Fersenbürste nebst der mit verhältnismäßig kurzen Sammelhaaren bekleideten Hinterschiene wird mit dicken Pollenballen umschlossen. Auch bei den Gattungen *Anthophora*, *Eucera* und *Xylocopa* beschränken sich die Sammelhaare auf die Schienen und Fersen der Hinterbeine, so daß hier ebenfalls

ein schnelles und bequemes Abbürsten des gesammelten Pollens möglich ist. Die Rüssellänge beträgt bei den *Macropis*-Arten 6—10 mm, bei *Eucera* 10—12 mm, bei *Anthophora* bis zu 21 mm; der Bau des Rüssels stimmt in der Hauptsache mit dem von *Apis* und *Bombus* überein.

Zu den „Schenkelsammlern" unter den *Apiden*, zu denen *Panurgus* (Lappenbiene) einen Übergang dar-



Fig. 15. Pollensammelapparat der Schenkelsammler.
A rechtes Hinterbein von *Dasypoda plumipes*, B Hinterbrust und rechtes Hinterbein von *Anthrena ovina*, C Rechtes Hinterbein von *Halictus quadricinctus*. *H* Hüfte, *Schr* Schenkelring, *Sch* Schenkel, *Schi* Schiene, *F* die Fußglieder, 7 fach vergr. Nach Müller.

stellt, gehört zunächst die Gattung *Dasypoda* (Hosenbiene), bei der nicht nur die Sammelhaare der Schienen so stark verlängert sind, daß die Bewegungen des Tieres dadurch behindert werden, sondern auch Schenkel, Schenkelringe und Hüften sich mit langen und dichten Haaren bekleidet haben (Fig. 15 A); ferner die artenreichen Gattungen *Anthrena* (Grabbiene, Taf. I, Fig. 6) und *Halictus* (Schmalbiene, Taf. I, Fig. 7), die eine starke Haarbekleidung der ganzen Hinterbeine und des Körpers überhaupt aufweisen (Fig. 15 B u. C). An sie

schließt sich *Sphecodes* (Buckelbiene) mit spärlicher Körperbehaarung an, bei der nur die Beine besonders an der Außenseite der Hinterschienen und an der Innenseite der Fersen behaart sind, und endlich *Prosopis* (Maskenbiene) mit fast kahlem Körper und nur schwach behaarten Beinen. Diese Gattung steht auf der niedersten Anpassungsstufe unter den Immen, zu denen sie nur wegen der Art ihrer Brutauffütterung gestellt wird; an ihren nur wenig entwickelten Mundteilen hat das Saugorgan eine Länge von 1—$1\frac{1}{4}$ mm, die Zunge ist kurz, vorn stark verbreitert und ausgerandet. Bei *Sphecodes* erreicht der Rüssel eine Länge von 3 mm, und die Zunge ist zugespitzt und behaart. Die *Anthrena*-Arten mit Rüssellängen von 2—7 mm und *Halictus* mit Rüsseln von 1,5—6 mm Länge besitzen Mundteile, die meistens durch schmälere und gestrecktere Formen zum Eindringen in etwas tiefere Nektarbehälter schon mehr befähigt sind; *Panurgus* und *Dasypoda* sind kurzrüsselig, ihre Rüssellänge beträgt 3—5 mm.

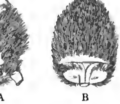


Fig. 16. Pollensammelapparat der Bauchsammler.
Hinterleib von *Osmia spinulosa*, A von der Seite, B von unten gesehen. 7fach vergr. Nach Müller.

Die „Bauchsammler" werden u. a. durch die Gattungen *Megachile* (Tapezierbiene, Taf. I, Fig. 8), *Osmia* (Mauerbiene, Taf. I, Fig. 9) und *Anthidium* (Wollbiene, Taf. I, Fig. 10) vertreten; sie sind dadurch gekennzeichnet, daß die Bauchseite ihres Hinterleibes mit einer einzigen Bürste aus schräg nach hinten stehenden, starren, aber glatten und unverzweigten Borsten bedeckt ist, worin der Blütenstaub bei Blumenbesuch unmittelbar haften bleibt (Fig. 16); die Länge ihres Saugorganes beträgt 5—10 mm.

Von den genannten *Apiden* werden die zu den Schenkelsammlern gehörigen Gattungen zugleich als kurzrüsselige bezeichnet, während man die übrigen als langrüsselige

zusammenfaßt; die erstgenannten bevorzugen die weißen und gelben Blütenfarben.

Schließlich sind unter den Immen noch die verschiedenen Gattungen der Schmarotzerbienen oder Kuckucksbienen zu erwähnen, die sich der Fürsorge für ihre Brut entschlagen und ihre Eier in die Nester fremder Arten legen; sie besitzen keinen Pollensammelapparat, wohl aber einen ausgeprägten Rüssel, und leisten für die Bestäubung der von ihnen besuchten Blumen nur geringe Dienste.

Eine weit zurückstehende Bedeutung als Bestäuber kommt im Vergleich mit den *Apiden* den übrigen Familien der Hautflügler zu, von denen zwar auch nicht wenige als Blumenbesucher angetroffen werden, wie namentlich Vertreter der Familien der *Crabroniden* (Grabwespen), *Vespiden* (Faltenwespen), *Chrysididen* (Goldwespen), *Ichneumoniden* (Schlupfwespen), *Tenthrediniden* (Blattwespen) und *Pompiliden* (Wegwespen); doch sind nur die drei zuerst genannten für die Befruchtung der Blumen von einigem Wert. Die Grabwespen besitzen keinen Pollensammelapparat und kurze Saugorgane, gehen aber als entwickelte Insekten ausschließlich der Blumennahrung nach, wobei sie Blüten mit flach liegendem Nektar mit Vorliebe aufsuchen. Unter den Faltenwespen nehmen die Gattungen *Vespa* (Papierwespe, Taf. I, Fig. 11) und *Polistes* (Feldwespe, Taf. I, Fig. 12) nur gelegentlich Blumennahrung auf, eine andere Gruppe, zu der die Gattungen *Eumenes*, *Odynerus*, *Pterochilus* u. a. gehören, lebt im vollkommenen Zustande nur von Blumenstoffen; diese zeigen denn auch eine deutliche Verschmälerung und Verlängerung von Zunge und Lippentastern. Bei den Goldwespen kommt nur vereinzelt eine ausgesprochene Ausrüstung für Blumennahrung (bei der Gattung *Parnopes*) vor. Von der Familie der *Chalcididen* (Zehrwespen) spielen einige Gattungen bei der Befruchtung der *Ficus*-Arten eine sehr merkwürdige Rolle. (Vgl. Fig. 141 *F*.)

2. Die Falter oder Schmetterlinge (Lepidoptera) folgen an Wichtigkeit für die Befruchtung der Blumen auf die Hautflügler, bezüglich des Grades der Anpassung an die Blumen nehmen sie aber unter allen Insekten die höchste Stufe ein, denn sie sind nach ihrem Körperbau und besonders nach der Ausbildung ihrer Mundteile durchaus auf die Gewinnung von Blumennektar eingerichtet.

Bei dem hoch entwickelten Geruchssinn der Schmetterlinge, namentlich der Nachtfalter, spielen zu ihrer Anlockung die Blumendüfte eine hervorragende Rolle; daß sie aber auch durch die Färbungen sich beeinflussen lassen, beweist die Tatsache, daß sie beim Besuch die roten, blauen und violetten Blumen bevorzugen, sowie die Beobachtung, daß lebhaft rot gefärbte Tagfalter und *Zygaenen* mit Vorliebe feuerrote und orangerote Blumen besuchen, Bläulinge und die grünblaue *Ino globulariae* sich in den Alpen besonders an den blauen *Phyteuma*-Blüten ansammeln, und die gelben Zitronenfalter die blaßgelben Köpfe der Gemüsedistel (*Cirsium oleraceum*) aufsuchen, deren Färbung ihnen Schutz gewährt.

Aus den Blumen gewinnen die Falter als Nahrung, soweit sie im vollkommenen Zustande solche überhaupt aufnehmen, nur Nektar. Die meisten lassen sich zu diesem Ende auf den Blumen oder Blütenständen nieder und saugen in sitzender Stellung, eine geringe Zahl von Arten, bei uns namentlich die *Sphingiden*, saugt im Schweben. Ihre Mundwerkzeuge sind in einseitiger Weise zu einem Saugorgan entwickelt, welches einen Rüssel darstellt und unter Verkümmerung der übrigen für die Insekten typischen Mundteile aus den eigenartig umgebildeten Unterkiefern hervorgegangen ist (Fig. 17 A). Der Rüssel (Fig. 17 B u. C) erscheint als ein fadenförmiges, dünnes, spiralig einrollbares Organ, besteht aber aus zwei der Länge nach aneinander gelegten, halb-rohrförmigen Rinnen, welche die verlängerten Kieferladen sind; sie bilden

miteinander ein dünnes Saugrohr, welches bis zum Grunde der Unterkiefern reicht und hier nur durch einen schmalen, von der rudimentären Oberlippe bedeckten Spalt mit der Mundöffnung in Verbindung steht. Der Rüssel läßt sich infolge seiner Elastizität einrollen und durch eine Muskulatur ausstrecken und befähigt den Schmetterling, sowohl aus flachen und offenen, wie auch aus eng- und tiefröhrigen Blumen Nektar zu entnehmen; an seinem Ende befindliche, starre Spitzen können auch zum Aufritzen von saftigen Pflanzengeweben benützt werden. Die Länge des ausgestreckten Rüssels schwankt von 1—4 mm bei den *Bombyciden* bis zu sehr beträchtlichen Dimensionen, die sich bei unseren einheimischen *Sphingiden* (*Protoparce convolvuli*, Fig. 18) bis auf 80 mm, bei ausländischen sogar auf 250 mm steigern können. Die *Sphingiden* (Schwärmer) zeichnen sich außerdem durch große Blumenstetigkeit und raschen Flug aus, Eigenschaften, die sie zu äußerst wirksamen Bestäubern stempeln. So wurde z. B. ein Taubenschwänzchen (*Macroglossa stellatarum*, Taf. I, Fig. 13) beobachtet, wie es in einer Minute 27—29 Besuche an Blumen von *Viola calcarata* ausführte, von denen jeder eine Bestäubung zur Folge hatte. Weiter sind als Bestäuber namentlich die *Noctuiden* (Eulen) von Wichtigkeit, deren Rüssellänge 7—19 mm beträgt, und unter denen die häufige Ypsiloneule (*Plusia gamma*, Taf. I, Fig. 14) mit 15 mm langem Rüssel besonders tätig ist. Eine geringere Bedeutung kommt den Tagfaltern (Taf. I, Fig. 15;

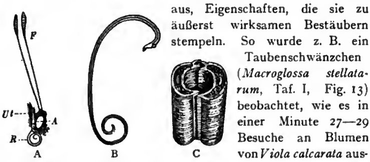


Fig 17. Bau des Schmetterlingsrüssels.

A Kopf eines Tagschmetterlings (*Vanessa antiopa*) mit eingerolltem Rüssel; *F* Fühler, *A* Auge, *Ut* Unterlippentaster, *R* Rüssel; 2fach vergr. B Eine der beiden von einem Unterkiefer gebildeten Rüsselhälften desselben Schmetterlings; 10fach vergr. C Querschnitt durch den Rüssel eines Tagschmetterlings (*Pieris brassicae*); 60fach vergr. A, B nach Kolbe, C nach Lampert.

Taf. II, Fig. 16—19) zu, obwohl wir gerade sie die Blumen so häufig umgaukeln sehen; aber sie fliegen oft unstet und mit mäßiger Geschwindigkeit, verweilen auch wohl lange an derselben Blume. „Sie betreiben", sagt H. Müller, „ihre Blumenbesuche in leichter, tändelnder Weise, nicht als eine ernste Arbeit um den nötigen Lebensunterhalt, sondern als die

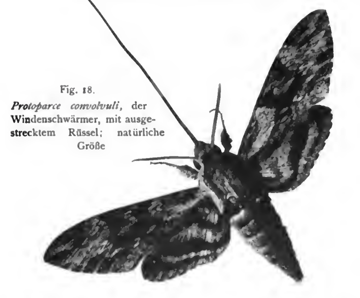


Fig. 18. *Protoparce convolvuli*, der Windenschwärmer, mit ausgestrecktem Rüssel; natürliche Größe

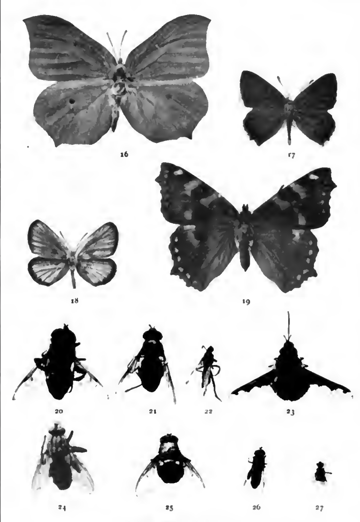
nächst der Liebeswerbung angenehmste Unterhaltung in den warmen Strahlen der Sonne. Die Blumen sind ihnen öffentliche Vergnügungsorte, die ihnen neben süßem Honiggenusse die beste Gelegenheit darbieten, ihre Prachtkleider zur Schau zu stellen und Liebesverhältnisse anzuknüpfen, die sie aber jeden Augenblick bereit sind im Stiche zu lassen, sei es um mit dem ersten besten Kameraden, der sich blicken läßt, sich jagend durch die Luft zu wirbeln, sei es um einem in Sicht gekommenen Weibchen nachzuflattern, oder einer eingebildeten Gefahr zu entfliehen."

Auch sind unter den Tagfaltern die *Argynniden, Satyriden* und *Lycaeniden* keineswegs ausschließliche Blumenbesucher. Die *Bombyciden* mit Ausnahme von *Thyatira batis,* die Spanner (*Geometridae*) mit Ausnahme einiger Gattungen, wie *Cidaria, Eupithecia, Jodis,* besuchen keine Blumen, und unter den Kleinschmetterlingen tun dies nur die Federmotten (*Pterophoridae*) und einige wenige Zünsler (*Pyralidae*), zu denen sich noch die in Nordamerika einheimischen, zu den *Tineiden* gehörigen Yuccamotten (*Pronuba*) gesellen, die in höchst eigentümlicher Weise die Bestäubung von *Yucca*-Arten vollziehen und durch die merkwürdige Umbildung ihrer Kiefertaster zu einem pollensammelnden Organ hierzu befähigt sind (Fig. 159 *F* u. *G*).

3. Die Zweiflügler (Diptera)

enthalten in der ungeheuer großen Zahl ihrer Arten mehrere Familien, deren Körperorganisation auf Anpassungen an das Blumenleben hinweist, und auch aus anderen Familien, denen derartige besondere Anpassungen fehlen, sind zahlreiche Arten als Blumenbesucher beobachtet worden. Die blumentüchtigen Familien, welche alle zu der Unterordnung der Fliegen (*Brachycera*) gehören, schließen Gattungen in sich, die an Wert für die Blumenbestäubung mit den Schmetterlingen mindestens auf die gleiche Rangstufe zu stellen sind. Dies gilt namentlich von den Familien der *Syrphiden, Empiden, Bombyliiden* und *Conopiden* mit Rüssellängen bis zu 12 mm, von denen die *Syrphiden* Nektar saugen und auch Pollen fressen, während die übrigen nur saugen. Auch unter den *Musciden* und *Stratiomyiden,* die beide kurzrüsselig sind, gibt es Arten, die Pollen fressen und Nektar saugen und für die Befruchtung der Blumen von einiger Bedeutung sind.

Die Familie der *Syrphidae* (Schwebfliegen) trägt zur Bestäubung der Blumen bei uns für sich allein mehr bei als alle übrigen *Dipteren* zusammengenommen; deshalb betrach-



Häufige Blumenbesucher.

Fig. 16. Zitronenfalter, *Gonepteryx rhamni*, Männchen; nat. Gr. — Fig. 17. Feuerfalter, *Chrysophanus phlaeas*, Männchen; nat. Gr. — Fig. 18. Bläuling, *Lycaena argus*, Männchen; nat. Gr. — Fig. 19. Nesselfalter, *Vanessa urticae*, nat. Gr. — Fig. 20. Schlammfliege, *Eristalis tenax*; 2fach vergr. — Fig. 21. Schwebfliege, *Syrphus ribesii*; 2fach vergr. — Fig. 22. Tanzfliege, *Empis livida*; 2fach vergr. — Fig. 23. Hummelfliege, *Bombylius maior*; 2fach vergr. — Fig. 24. Graue Fleischfliege, *Sarcophaga carnaria*; 2fach vergr. — Fig. 25. Goldfliege, *Lucilia caesar*; 2fach vergr. — Fig. 26. Sägefliege, *Syritta pipiens*; 2fach vergr. — Fig. 27. Blumenfliege, *Anthomyia pluvialis*; 2fach vergr.

ten wir am zweckmäßigsten zuerst deren Ausrüstungen zur Gewinnung von Blumennahrung, wie sie sich etwa bei den häufigsten Gattungen *Eristalis* (Taf. II, Fig. 20) und *Syrphus* (Taf. II, Fig. 21) darstellt. Ihr Saugapparat ist, wie bei den übrigen blumenbesuchenden *Dipteren*, ein Rüssel (Fig. 19), der im wesentlichen aus zwei halbrinnenförmigen Stücken, der oben liegenden Oberlippe und der unten liegenden Innenlippe, gebildet und von der

Fig. 19. Mundteile einer Schwebfliege *(Eristalis tenax)*.

A Ausgestreckter Rüssel von der Seite gesehen, B von unten gesehen; 7fach vergr.; C Rüssel mit zusammengelegten Endklappen und etwas auseinandergelegten Mundteilen; D Rüsselende mit auseinandergedrücktun Endklappen, welche mit Chitinleisten besetzt sind; 30fach vergr. *c* Endklappen des Rüssels, *d* Rinne an der Oberseite der Rüsselspitze, *e* härteres Chitinstück an der Unterseitn der Rüsselspitze, *f* kontraktiler mittlerer Teil des Rüssels, *g* kontraktile Basis des Rüssels, *h* Oberlippe, nach unten rinnenförmig hohl und die Innenlippe *i* in sich aufnehmend, *k* Unterkiefer, *l* Kiefertaster. Nach Müller.

futteralförmigen Unterlippe umschlossen wird. Bei einer *Eristalis*-Art kann man an dem vollständig ausgestreckten 4—5 mm langen Rüssel drei aufeinander folgende Abschnitte unterscheiden: 1. ein häutiges Basalstück (*g*), welches an seinem

vorderen Ende oberseits in der Mitte zwei langgestreckte Chitinstücke, die Oberlippe (*h*) und die Innenlippe (*i*) und beiderseits je einen ebenfalls langgezogenen Unterkiefer (*k*) nebst Kiefertaster (*l*) trägt; 2. ein häutiges, sehr kontraktiles Mittelstück (*f*), welches nur auf der Unterseite deutlich hervortritt und zur Unterlippe gehört; 3. die eine Fortsetzung dieses Mittelstückes bildende, unterseits von einer starren Chitinplatte (*e*) gestützte Rüsselspitze, die oberseits eine Längsrinne (*d*) und am Ende zwei nebeneinander liegende zweiteilige Klappen (*c*) trägt, welche als umgewandelte Lippentaster angesehen werden. Zwischen Ober- und Innenlippe befindet sich die kleine Mundöffnung. Soll dieser Rüssel zum Pollenfressen gebraucht werden, so kann ihn die Fliege nach vorn, aufwärts oder abwärts strecken, umfaßt mit den beiden Endklappen ein Klümpchen von Pollen, zermahlt es in seine einzelnen Körner und schiebt sie nach hinten in die Rinne der Unterlippe; dort liegt die aus Ober- und Innenlippe gebildete Röhre, die sich etwas auseinandergeben und den Pollen nach der Mundöffnung hin befördern. Beim Nektarsaugen wird diese Röhre dicht geschlossen und in die Rinne der Unterlippe gelegt, die Endklappen werden zusammengelegt und das häutige Mittelstück des Rüssels wird so weit eingezogen, daß die Spitze der Saugröhre bis ans Ende der Endklappen zwischen diesen sich vorschiebt und dort in den Nektar eintaucht. In der Ruhe wird der Rüssel dadurch geschützt, daß die Fliege sein häutiges Basalstück nach hinten und unten zurückzieht und das Saugrohr nach aufwärts klappt, dabei zieht sich das Mittelstück des Rüssels ganz zusammen, und die Rüsselspitze klappt nach vorn und oben; so liegt nun das ganze Organ in der tiefen Aushöhlung an der Unterseite des schnauzenförmigen Vorsprunges des Kopfes geborgen. Eine Vervollkommnung in der Struktur des Rüssels hat sich bei der Gattung *Rhingia* vollzogen, indem hier der auf 11—12 mm ausziehbare Rüssel dennoch völlig geschützt unter dem Kopf untergebracht werden kann, dessen schnauzenförmiger Vorsprung hier noch weiter

verlängert ist. Die Mehrzahl der *Syrphiden* besitzt indessen einen kurzen Rüssel, dem das dehnbare Mittelstück fehlt.

Die pollenfressenden *Musciden* (Taf. II, Fig. 24—27) und *Stratiomyiden* (Waffenfliegen) besitzen ähnlich gebaute und auch unter den Kopf zurückziehbare Rüssel, wie die *Syrphiden.* Die nur saugenden *Bombyliiden* (Hummelfliegen, Taf. I, Fig. 23), *Conopiden* (Dickkopffliegen) und *Empiden* (Tanzfliegen, Taf. I, Fig. 22) haben dagegen am Rüssel keine kissenförmig angeschwollenen Endklappen und ziehen ihn auch nicht unter den Kopf zurück. Die *Empis*-Arten, bei denen, ebenso wie bei der zur gleichen Familie gehörigen Gattung *Rhamphomyia*, nur die Männchen Nektar saugen, während die Weibchen eine räuberische Lebensweise führen, tragen ihren dünnen graden Rüssel nach unten gerichtet und können ihn auch zum Anbohren von saftreichen Geweben benützen; auch bei den *Conopiden* ist er nach unten gerichtet, knickt sich aber bei den langrüsseligeren Arten an der Basis und in der Mitte knieförmig um. Bei den *Bombylius*-Arten erreicht er eine Länge von 10—12 mm und wird immer nach vorn gerichtet getragen, so daß die Tiere beständig zum Saugen bereit sind; sie stecken den Rüssel frei schwebend in die Blumenröhren und können ihn ebenfalls zum Erbohren von Säften gebrauchen.

Zugleich mit der Rüssellänge und überhaupt mit der Anpassung der körperlichen Ausrüstung an die Gewinnung von Blumennahrung steigert sich bei den genannten Fliegen auch ihre Intelligenz und Geschicklichkeit im Auffinden von verstecktem Nektar; die kurzrüsseligen *Dipteren* benehmen sich an den Blumen häufig dumm und ungeschickt, lassen sich durch glänzende Stellen oder auffallende Flecke Nektar vortäuschen und treiben sich auch vielfach in der Nähe der Blüten herum, ohne diesen nützlich zu werden. Dasselbe gilt namentlich auch von den Blumenbesuchern aus den zahlreichen Familien der Unterordnung der Mücken *(Nematocera)*, von denen hier nur die winzigen *Psychoden* eine Erwähnung verdienen, welche die „Kesselfallenblumen“

als Schlupfwinkel benützen und dabei deren Bestäubung vollziehen.

4. Käfer (Coleoptera)

sind massenhaft als Blumenbesucher zu beobachten, die meisten sind aber lediglich schädlich, weil sie mit ihren beißenden Mundwerkzeugen (Fig. 20) durch Abfressen oder Zerbeißen von Blütenteilen Verwüstungen anrichten; auch diejenigen, welche entschiedene Anpassungen an das Blumenleben erkennen lassen, sind im allgemeinen wenig erfolgreiche Bestäuber, weil sie ebenfalls an den Blütenorganen fressen und meistens sehr lange an einer und derselben Blume verweilen. Innerhalb der verschiedensten Käferfamilien haben sich einzelne Arten erst an teilweise, dann an ausschließliche Blumennahrung gewöhnt und eine dafür mehr geeignete Körperausrüstung erworben. So zeichnen sich unter den Bockkäfern (*Cerambycidae*) in der Unterfamilie der *Lepturiden* die Gattungen *Clytus*, *Pachyta*, *Strangalia*, *Leptura*, *Grammoptera* u. a. durch verschmälerten Halsschild, verlängerten Kopf und bärtige Unterkiefer aus

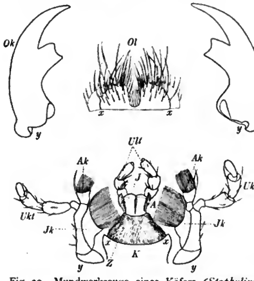


Fig. 20. Mundwerkzeuge eines Käfers *(Staphylinus caesareus)*, auseinandergelegt.

Ol die Oberlippe, die bei *xx* am Rande des Kopfschildes *K* fest saß, *Ok* die beiden Oberkiefer, bei *yy* abgelöst, *Z* Zwischenstück der Unterlippe, *A* äußere Laden der Unterlippe, *I* innere Laden der Unterlippe, *Ult* Unterlippentaster, *Ik* innere Lade des Unterkiefers, *Ak* äußere Lade des Unterkiefers, *Ukt* Unterkiefertaster. 15 fach vergr.

und sind häufige und teilweise für die Bestäubung erfolgreiche Blumenbesucher. Auch bei den schmalleibigen *Oedemeriden* und manchen *Canthariden* sind ähnliche Anpassungen bemerkbar, und in den Familien der *Telephoriden*, *Cisteliden*, *Mordelliden*, *Buprestiden*, *Phalacriden* und *Nitiduliden* gibt es zahlreiche Arten, die ein ausschließliches Blumenleben führen und auch gelegentliche Bestäubungen vollziehen. Aber auch die von solchen Blumenkäfern erreichte Anpassungsstufe ist keine hohe, nur aus Südamerika ist ein Fall von sehr weit gehender Anpassung bekannt, der von großem Interesse ist und sich auf Arten der Gattung *Nemognatha* bezieht. Diese „Käfer mit Schmetterlingrüssel" (Fig. 21) besitzen Kieferladen, die sich außerordentlich verlängert, rinnenförmig ausgehöhlt und zu einem fadenförmigen, 12 mm langen Rüssel zusammengelegt haben; er ist zwar nicht einrollbar, wird aber sonst beim Nektarsaugen wie ein Schmetterlingrüssel gebraucht.



Fig. 21. *Nemognatha sp.* aus Brasilien.
A von oben, B von der Seite gesehen. 2 fach vergr. Nach Müller.

5. Die übrigen Insektenordnungen.

sind zwar auch unter den Blumenbesuchern vertreten, namentlich die Halbflügler (*Hemiptera*), doch zeigen sie weder erkennbare Anpassungen an die Blumen, noch sind sie für diese von erwähnenswertem Nutzen. Nur die winzigen, zu den Geradflüglern gehörigen Blasenfüße (*Physopoda*) sind mit der Gattung *Thrips* und ihren Verwandten fast allgegenwärtige Gäste in den Blüten, die sie zwar durch Fressen von Pollen und Stehlen von Nektar schädigen, in denen sie aber doch durch Verschleppen von Pollenkörnern ab und zu Bestäubungen ausführen.

KAPITEL V.

DIE ANPASSUNGSSTUFEN DER BLUMEN AN DIE SIE BESUCHENDEN INSEKTEN.

Wenn früher gesagt wurde, daß Nektarabsonderung das charakteristische Merkmal der typischen Insektenblütler sei, so folgt daraus, daß wir Blumen, in denen sich kein Nektar vorfindet, als solche auffassen, welche die Höhe jenes Typus noch nicht erreicht haben. In der Tat kennzeichnen sich Blumen, die ihren Besuchern kein anderes Genußmittel als Blütenstaub darbieten, auch durch die Einfachheit ihres Baues, sowie durch die leichte Erreichbarkeit des meistens in großer Menge hervorgebrachten Pollens, wenn man von einigen besonderen, aber leicht verständlichen Ausnahmen absieht, als die niederst stehenden unter den Blumen. Indessen unterscheiden sie sich von den Windblütlern, mit denen sie durch einige Übergänge verbunden sind, durch ihre Augenfälligkeit und die etwas klebrige Beschaffenheit des Pollens, häufig auch durch ausgeprägte Düfte. Die hauptsächlichsten Blumenfarben sind unter ihnen vertreten: weiß, gelb und rot am häufigsten, weniger violett und blau; ihre Bestäuber sind neben den an allen Blumenarten viel vertretenen Honigbienen vorzugsweise kurzrüsselige Bienen und Schwebfliegen, auch pollensammelnde langrüsselige Immen, verschiedene Fliegen und Käfer. Man faßt alle diese Blumen unter der Bezeichnung Pollenblumen als eine gut charakterisierte Klasse zusammen, deren Mitglieder übrigens recht verschiedenen Verwandtschaftskreisen angehören und auch mannigfache Stufen in der Höhe ihrer Organisation erkennen lassen. Während die große Mehrzahl der Pollenblumen einen beträchtlichen Teil des in der Blüte produzierten Pollens den Bestäubern als Nahrungsmittel opfert, ist bei einer kleinen

Gruppe eine Differenzierung der Staubblätter eingetreten: neben solchen, die der Befruchtung dienen und öfters durch verborgene Stellung oder Unscheinbarkeit gegen Plünderung geschützt sind, haben sich anders aussehende ausgebildet, die ihren Pollen den Besuchern preisgeben, manchmal auch noch solche, die den Insekten einen Halteplatz in der Blüte bieten. Bei einigen Pollenblumen hat man in den Blütenhüllen oder auch in benachbarten Organen zuckerhaltige Säfte nachgewiesen und darf hierin eine Annäherung an diejenigen Blumen sehen, die für ihre Besucher außer Pollen noch Nektar bereit halten.

Die nektarhaltigen Blumen mit Einschluß derer, bei welchen der Nektar durch ein anderes Genußmittel ersetzt wird, bilden bei uns nicht weniger als etwa 87 % aller Insektenblüten. Die Bereitung und Ausscheidung des Nektars erfolgt in der früher (S. 42) besprochenen Weise durch die Nektarien, drüsige Organe, die sich in äußerst mannigfaltiger Ausbildung und Lage an den Blütenteilen vorfinden. In den bei unseren einheimischen Pflanzen seltenen Fällen, wo Nektarien außerhalb der Blüten (extrafloral) vorkommen, stehen sie zu den Bestäubungseinrichtungen höchstens in einer indirekten Beziehung.

Als Nektarien können bestimmte Stellen an allen Blütenorganen, wohl nur mit Ausnahme der Antheren und Narben, fungieren, oder sie treten als differenzierte Körper auf, die in den meisten Fällen als Anhängsel an anderen Blütenteilen erscheinen, doch auch ganz selbständige Gebilde verschiedenen morphologischen Wertes darstellen können. Nicht selten bedeckt sich der Grund oder der Blütenboden mit Tröpfchen oder auch mit einer zusammenhängenden Schicht von Nektar (Fig. 41, 44, 45); an den Kronblättern ist es besonders oft die Basis oder eine vertiefte oder rinnige Stelle, die den Nektar abscheidet (Fig. 142, 151), und auch an den Staubblättern dient vielfach die Basis der Staubfäden demselben Zweck (Fig. 93). Am Fruchtknoten erfolgt die Absonderung bald an seiner Außenfläche, bald innerhalb seiner Scheidewände in Spalten, die durch teilweises Auseinanderweichen der

Wände entstehen und dem Nektar das Hervortreten durch nach außen mündende Kanäle gestatten (Fig. 159 D). Wärzchen- und schüppchenförmige Nektarien stehen sehr oft am Grunde der Blütenblätter oder der Geschlechtsorgane (Fig. 43, 46 bis 49); Blütenhüllblätter scheiden in sackartigen oder hohlkegeligen Fortsätzen, sog. Spornen, Nektar ab (Fig. 133, 148), oder diese Aufgabe fällt fädigen Anhängen der Staubblätter zu (Fig. 115, 123). Mannigfach sind insbesondere die am Gynaeceum in der Mitte oder am Grunde der Blüte auftretenden Nektarien: bald ist es die schwielige Unterlage des Fruchtknotens (Fig. 35, 129), bald ein dessen Basis gleichmäßig oder mehr einseitig umgebender Wall, der sog. Diskus (Fig. 145 A, 156 D), oder auch ein auf dem Scheitel des Fruchtknotens ausgebreitetes Polster (Fig. 39), oder ein die Griffelbasis umziehender Kragen (Fig. 70 E). Selbständige Nektarien, meist von zapfenförmiger oder dütenförmiger Gestalt, treten in der Blüte bald als Umbildungen von Blütenhüllblättern (Fig. 100 C, 62, 124), Staubblättern oder Fruchtblättern, bald als eingeschobene eigenartige Organe auf; selbst nektarabsondernde Haarbildungen sind bekannt.

Der von den Nektarien produzierte Nektar ist in den Blumen in sehr wechselnden Mengen vorhanden, und zwar hängt diese teils von der Eigentümlichkeit der Pflanzenart, teils auch in hohem Grade von äußeren Umständen ab. Im allgemeinen ist die Nektarabsonderung in dem Blütenstadium am ausgiebigsten, in welchem die Bestäubung eintreten soll, höchst selten beginnt sie vor der Reife der Sexualorgane, ziemlich selten vor der Entfaltung der Krone, und hört nach Vollzug der Bestäubung auf — ein deutlicher Hinweis darauf, daß sie im Dienste der Bestäubung stattfindet. Begünstigt wird sie durch reichliche Wasseraufnahme der Wurzeln und durch höhere Luftfeuchtigkeit; während eines sonnigen windstillen Tages fällt ein Maximum der Nektarproduktion auf den frühen Morgen, ein Minimum auf den Nachmittag; folgen auf Regenwetter schöne Tage, so steigert sich unter sonst gleichen Verhältnissen die Nektarabsonderung

bis zu einem Maximum am zweiten oder dritten Tag, um nachher allmählich zu sinken.

In der Blume sammelt sich der Nektar an bestimmten, dafür geeigneten Stellen an, um hier den besuchenden Insekten zugänglich gemacht zu werden. Man bezeichnet diese Stellen nach Sprengels Vorgang als Safthalter; es können die Nektarien selbst sein oder benachbarte Teile der Blüte, an welche der Nektar abfließt und in denen er geborgen wird. Die Safthalter können frei und offen, allgemein zugänglich und ohne weiteres sichtbar in der Blüte liegen, oder so angeordnet und gestaltet sein, daß der in ihnen enthaltene Nektar mehr oder weniger versteckt in der Blüte liegt, Verhältnisse, welche auf die Art und das Benehmen der besuchenden Insekten und dadurch wiederum auf den Vorgang der durch sie vollführten Bestäubung von größtem Einflusse sind. Denn die für die Blume erwünschte Wirkung des Insektenbesuches ist davon abhängig, daß die Besucher durch die Lage der Nektarbehälter zu den Geschlechtsorganen der Blüte beim Aufsuchen und Genießen des Nektars oder mindestens beim Verlassen der Blume zu einer Berührung mit den Geschlechtsorganen gezwungen werden, sich dabei mit Pollen behaften und solchen auf der Narbe absetzen. Deshalb liegen die Safthalter im Grunde der Blüten, damit die Insekten genötigt sind, ihren Körper soweit als möglich in sie hineinzudrängen; deshalb sind in radiär gebauten Blumen die Safthalter ringsum gleichmäßig ausgebildet, in zygomorphen aber nur auf derjenigen Seite vorhanden, auf welcher sich die Anflugstelle für die Insekten befindet; deshalb wenden auch die Staubblätter im allgemeinen die aufgesprungene Seite ihrer Antheren der Anflugstelle und damit also den Safthaltern zu.

Da für die Blumen nur der Besuch solcher Insekten Nutzen hat, welche die Bestäubung vollziehen, so ist es verständlich, daß auf den höheren Anpassungsstufen der Nektar nach Möglichkeit nur für sie reserviert, unnützen oder schädlichen Besuchern aber verborgen oder unerreichbar gemacht wird,

ebenso, wie es der Pflanze von Wert sein muß, den hervorgebrachten Nektar vor dem Verderben durch Regen zu schützen. Derartige Vorrichtungen zur zweckmäßigen Verwahrung des Nektars in den Blumen faßt man als Saftdecken zusammen; sie werden sehr häufig gleichzeitig auch noch anderen Zwecken, z. B. dem Schutze des Pollens gegen Wetterungunst oder gegen ungebetene Besucher dienstbar gemacht. Hierher gehören Einrichtungen, wie das Umkehren oder horizontale Stellung der Blüte, wodurch das Eindringen des Regens in ihre Öffnung verhindert wird; Verschluß des Blüteneinganges in einer Weise, die den Bestäubern dennoch das Vordringen zu Nektar und Geschlechtsorganen gestattet; dach- und helmartige Bildungen, die sich über Safthalter und Sexualorgane wölben; Leisten und Haarreihen, die das Hinabgleiten von Regentropfen und auch den Zutritt kurzrüsseliger Insekten zum Nektar verhindern; die früher erwähnten Saftmaschinen und Sporne; endlich auch die Fähigkeit zahlreicher Blumen, sich bei ungünstiger, für die Blütenteile schädlicher und Insektenbesuche fern haltender Witterung und zur Nachtzeit zu schließen, dagegen bei Tage und bei gutem Wetter sich wieder zu öffnen. Die Schließbewegungen der Blüten, die ebenso wie ihr Aufblühen teils auf ungleichseitiges Wachstum, teils auf Änderungen der Saftspannung in den Zellen der Blütenhüllen unter dem Einfluß von Temperatur- und Beleuchtungsschwankungen zurückzuführen sind, bieten zugleich nicht selten den Vorteil, die Blütenteile einander derart zu nähern, daß der Pollen mit der Narbe in Berührung gebracht und Autogamie veranlaßt wird.

In denjenigen Fällen, wo der Nektar in der Blume, wie früher erwähnt, durch im Gewebe eingeschlossene Säfte oder andere Genußmittel ersetzt wird, stimmt der ganze sonstige Bau der Blüte doch mit einer nektarhaltigen Blume so sehr überein, daß sie bei unserer Betrachtung nicht von diesen gesondert zu werden brauchen.

Höchst mannigfach sind an den Blumen Einrichtungen, durch welche die Besucher auf den richtigen Weg geleitet

werden, auf dem sie ihre Nahrung finden, zugleich aber auch die Bestäubung ausführen. Blumen, die an Insekten angepaßt sind, welche sich auf der Blüte niederlassen und im Sitzen saugen, bieten den anfliegenden Tieren einen bequemen Landeplatz und Sitz dar; an Blumen, die von schwebend saugenden Insekten befruchtet werden, fehlen derartige Einrichtungen. Das Auffinden des Safthalters wird den Besuchern nicht selten dadurch erleichtert, daß seine Lage durch Kontrastfarben oder durch auffallende Streifen, Striche, Flecke u. a., die auf ihn hinweisen, kenntlich gemacht wird. Allerdings darf man nicht alle Zeichnungen an den Blütenhüllen als solche Saftmale, wie sie von Sprengel genannt worden sind, deuten, da sie auch bei Pollenblumen vorkommen; indessen dürften sie auch hier dazu dienen, die Besucher auf einen für die Bestäubung nützlichen Weg zu leiten. In einzelnen Fällen wird die Aufmerksamkeit der Insekten auf die jüngeren, noch unbefruchteten Blüten eines Pflanzenstockes dadurch besonders hingelenkt, daß die alten, bereits befruchteten und auch des Nektars beraubten Blüten entweder, wie z. B. bei ***Pulmonaria***, die Farbe ihrer ganzen Krone, oder, wie bei ***Aesculus hippocastanum***, der Saftmale verändern, oder daß diese, wie bei ***Arnebia***, vollständig verschwinden.

Die gegenseitige Stellung der Blütenorgane hat nun, wenn die Blume den Besuch ihres Bestäubers erhalten hat, zunächst zur Folge, daß ihm der von den Antheren entlassene Pollen aufgeladen wird. Häufig geschieht dies regellos an beliebigen Stellen des Insektenkörpers, bei höherer Ausbildung der Blüteneinrichtung aber mit solcher Präzision, daß der Blütenstaub sich an ganz bestimmte Körperstellen anheftet, z. B. an den Rüssel, die Stirn, die Flanken oder den Bauch. Die besonders häufigen Fälle, daß Rücken, Flanken oder Bauch des Besuchers mit Pollen behaftet werden, hat Delpino als nototribe, pleurotribe oder sternotribe Pollenaufladung unterschieden; ihre Verwirklichung wird oft dadurch erleichtert oder herbeigeführt, daß die geschlechtsreifen Staubblätter durch Drehungen der Staubfäden die

geöffneten Antheren in eine zur Berührung mit dem Insektenkörper geeignete Lage einstellen, um sie später, wenn der Pollen abgesetzt worden ist, durch andere Bewegungen wieder zurückzuziehen und aus dem Wege zu schaffen. Nachdem das Aufladen des Pollens erfolgt ist, sorgen teils die Bedürfnisse und Gewohnheiten der Insekten, teils die Einrichtungen der Blumen dafür, daß wenigstens ein Teil dieses Blütenstaubes bei fortgesetztem Besuch der Bestäuber an den Blüten auf der richtigen Stelle, nämlich auf der empfängnisfähigen Narbe derselben oder einer anderen Blüte der gleichen Pflanzenart, abgesetzt werden muß. Dieser wichtige Vorgang ist es, der auf so mannigfaltigen Wegen herbeigeführt wird, daß erst die folgende spezielle Schilderung der Bestäubungseinrichtungen ein Bild davon wird geben können; hierbei wirken die Anpassungen der Insekten an die Blumen und die der Blumen an die Insekten in der bewunderungswürdigsten Weise zusammen, um die Bestäubung in möglichst günstiger Form zu sichern. Zunächst springen wohl die Anpassungen der Blumen vornehmlich in die Augen, während die Insekten frei umhersuchend die Nahrung aufzunehmen scheinen, wo sie sie finden, ohne sich etwa durch einen „Instinkt" auf den Besuch bestimmter Blumenarten zu beschränken; allein ebenso sicher ist es, daß sich die blumentüchtigeren und intelligenteren unter den Blumeninsekten über die Blumeneinrichtungen, über Lage und Menge der in den Blüten enthaltenen Nahrungsmittel durch Erfahrungen belehren lassen und sich vornehmlich an diejenigen Blumen halten, die ihren Bedürfnissen, Körpereigenschaften und Gewohnheiten am meisten zusagen. Sie entwickeln in der Auffindung und Ausbeutung der Blumennahrung im allgemeinen um so mehr Klugheit und Gewandtheit, in je höherem Grade ihr Körper der Gewinnung solcher Nahrung angepaßt ist. So wiederum können wir es verstehen, daß an zahlreichen Blumen Anpassungen an bestimmte Geschlechter oder Familien von Insekten zur Ausprägung gelangten, während andere, die Pollen und Nektar für die mannigfachsten Insekten auffindbar

und erreichbar darbieten, auch die verschiedenartigsten Besucher an sich versammeln und keine besonderen Anpassungen ausgebildet haben. Tiefe und versteckte Bergung des Nektars ist darum das wichtigste Mittel, um weniger gut ausgerüstete Insekten von den Blumen fern zu halten, blumentüchtige anzulocken und spezielle Anpassungen an den Blüten herbeizuführen.

Nach den hier angedeuteten Gesichtspunkten lassen sich die Blumen je unter Berücksichtigung ihrer Einrichtungen und des tatsächlich ihnen zuteil werdenden Insektenbesuches in Gruppen bringen, von denen besonders die von H. Müller umgrenzten Blumenklassen die einzelnen Stufen in der Höhe der Ausbildung sehr gut zum Ausdruck bringen und deshalb unserer folgenden Darstellung zugrunde gelegt werden sollen. Danach lassen sich zunächst zwei große Hauptgruppen unter den Blumen erkennen, deren erste diejenigen Blumenklassen umfaßt, bei denen besondere Anpassungen an einen engeren Kreis von Besuchern noch nicht hervortreten, und die Blumen allgemein zugänglich von Insekten der verschiedensten Ordnungen, vorzugsweise aber von kurzrüsseligen, besucht werden. Hierher gehören:

1. Die Pollenblumen (Klasse *Po*),
2. Blumen mit allgemein zugänglichem Nektar (Klasse *A*),
3. Blumen mit teilweise verborgenem Nektar (Klasse *AB*),
4. Blumen mit vollständiger Nektarbergung (Klasse *B*),
5. Blumengesellschaften (Klasse *B'*).

Die zweite Hauptgruppe wird von den Blumen gebildet, welche Anpassungen an bestimmte, begrenzte Besucherkreise unter mehr oder weniger vollständigem Ausschluß anderer Insekten zeigen, also auf einer höheren Anpassungsstufe stehen. Es sind:

6. Die Dipterenblumen (Klasse *D*),
7. Die Hymenopterenblumen (Klasse *H*),
8. Die Falterblumen (Klasse *F*).

Innerhalb dieser 8 Klassen können verschiedenartige Typen, bei der zweiten Hauptgruppe auch verschiedenartige besondere Anpassungen an einzelne Familien oder Gattungen von Insekten unterschieden werden.

KAPITEL VI.

DIE POLLENBLUMEN (PO).

Die Pollenblumen umfassen bei uns etwa 10 % der Insektenblumen überhaupt, ihre im allgemeinen schon S. 82 angeführten Merkmale, sowie die in der Regel grelle Farbe der großen, offenen Blüten gestatten in den einzelnen Fällen meist leicht, sie zu erkennen. Zu den verbreitetsten Blumen dieser Klasse gehören die mohnartigen Gewächse (*Papaveraceae*), von denen uns der Ölmohn oder der Feldmohn zur Beobachtung allenthalben zur Verfügung steht. So unscheinbar beim Feldmohn (Fig. 22) die von 2 grünen Blättern umschlossenen Blütenknospen sind, in denen sich die 4 Kronblätter dicht zusammengedrückt bergen, so auffallend leuchten weithin im Getreidefeld die brennend roten Blüten, wenn sich die Knospe, deren beide Kelchblätter dabei abfallen, zu kurzem Dasein erschlossen hat. Schwarze Flecken am Grunde der Kronblätter kontrastieren lebhaft mit deren Rot, welches Besucher aus den Ordnungen der Fliegen, Immen und Käfer zum Besuch anlockt. Sie finden in der duftlosen Blume reichlichen Pollen, denn um den grünen Stempel herum steht eine große Menge dunkler Staubblätter, deren Antheren so zeitig aufspringen, daß sie ihren Pollen schon



Fig. 22. *Papaver argemone*, Blüte von oben gesehen. Natürl. Größe.

darbieten, sobald die Blüte aufgeht; fliegen die Insekten, was häufig der Fall ist, auf der großen schildförmigen Platte auf, die den Fruchtknoten überdacht und erhabene, strahlig angeordnete Narbenstreifen trägt, so vollziehen sie, wenn sie aus früher besuchten Blüten Pollen mitbringen, Allogamie. Sie allein ist wirksam, dagegen führt Autogamie, die von den Besuchern ebenfalls leicht bewirkt werden kann, außerdem durch Berührung einzelner aufgesprungenen Antheren mit den Narben wohl immer spontan stattfindet, zu gar keiner Samenbildung; die Pflanze ist also selbststeril.

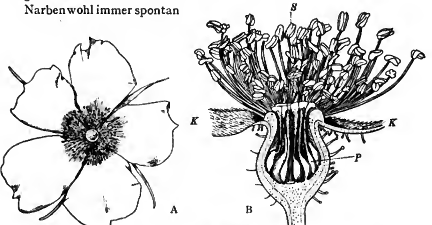


Fig. 23. *Rosa carelica.*
A von oben gesehen, natürl. Größe. B Längsschnitt durch den mittleren Teil der Blüte. *P* Pistille, *K* unterer Teil von Kelchblättern, *S* Staubblätter; 4 fach vergr.

Auch die „Königin der Blumen", die Rose, deren zahllose Gartensorten als keiner Mode unterworfene Zierblumen durch die Vollendung ihrer Form, die Pracht ihrer Farben und ihren herrlichen Duft von alter Zeit her bis zum heutigen Tage mit Recht geschätzt und gepriesen sind, nimmt in ihrer bescheidenen, wilden Erscheinung als Heckenrose (Fig. 23) auf den Rangstufen der Blumen nur die niedrige Stellung einer Pollenblume ein. In der Mitte der Blüte, deren

schönster Schmuck die 5 duftenden, meist rosenrot gefärbten, ansehnlichen Kronblätter sind, stehen auf einem Häufchen beisammen die gelben Narben und um sie herum die sehr zahlreichen, mit jenen gleichzeitig geschlechtsreifen Staubblätter, die sich so weit nach außen biegen, daß ihre mit Pollen bedeckten Antheren die Narben nicht berühren können. Obwohl kein Nektar in der Blüte zu finden ist, führen Augenfälligkeit, Duft und der reichliche Pollen vielfachen Besuch von zahlreichen Käfern und Immen, auch von Fliegen herbei, und diese Insekten bewirken, da das in der Mitte frei stehende Narbenköpfchen ihnen den bequemsten Anflugplatz bietet, neben Autogamie auch häufig Allogamie. Solche ist übrigens bei manchen Rosenarten noch dadurch begünstigt, daß beim Beginn des Blühens die Antheren noch geschlossen, die Blüten also schwach protogynisch sind. In schräg stehenden Blumen kann auch spontane Selbstbestäubung durch Herabfallen von abbröckelndem Pollen auf die tiefer liegenden Narben stattfinden, besonders wenn der Blütenstaub bei schwachem Insektenbesuch von den Besuchern nicht abgeholt worden ist.

Offene, homogame, regelmäßig gebaute Pollenblumen mit zahlreichen Staubblättern und ansehnlichen weißen, gelben oder roten Kronen sind ferner für die Familie der Cistrosenartigen (*Cistaceae*) typisch, die auch deswegen eine Erwähnung verdienen, weil bei einigen Arten, z. B. *Helianthemum polifolium* (Fig. 24), die Staubfäden durch Berührung reizbar sind und, wenn ein solcher Reiz durch die Füße auf der Krone anfliegender Insekten ausgeübt wird, sich nach außen legen und den Besucher mit Pollen behaften; nach etwa 15 Sekunden bewegen sich diese Staubfäden dann wieder in ihre frühere aufrechte Lage zurück. Bei den meisten *Helianthemum*-Arten erfolgt, wenn die sehr kurzlebigen Blumen sich schließen, spontane Autogamie durch Berührung der Narbe mit den noch Pollen führenden Antheren, mehrere Arten werden aber mit solcher Sicherheit durch Insekten bestäubt, daß sie auf Selbstbefruchtung vollständig

verzichten konnten und sich bisweilen (bei *H. polifolium*) andromonözisch verteilte männliche Blüten ausgebildet haben. Auf der andern Seite ist die Gattung *Helianthemum* dadurch interessant, daß bei einer Anzahl ihrer Arten kleistogamische Blüten vorkommen, und zwar ausnahmsweise bei einigen europäischen, dagegen regelmäßig bei ägyptischen und namentlich nordamerikanischen Arten. In den kleistogamen Blüten der letzteren ist gegenüber den chasmogamen eine Verkümmerung oder vollständiges Fehlen der Krone

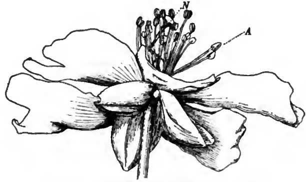


Fig. 24. *Helianthemum polifolium,* 4fach vergr.
N Narbe, *A* zwei Staubblätter, die sich nach Berührung der Staubfäden nach außen gespreizt haben.

und eine sehr erhebliche Verminderung der Zahl der Staubblätter und der Samenanlagen eingetreten.

Als Beispiel einer Pollenblume, deren Schauapparat nicht durch die Blütenhülle hergestellt wird, sei die *Ranunculacee Thalictrum aquilegiifolium* (Fig. 25) angeführt, die schönste Art der meist anemogamen Gattung. Die auf Waldwiesen und in Gebüschen bei uns wachsende Staude treibt auf Stengeln von mehr als 1 m Höhe Blütenstände, deren Zweige mit dicht gedrängten, lilafarbigen, aber nektar- und duftlosen Blüten besetzt sind. Die aus kleinen grünlichen Blättern bestehende Blütenhülle fällt bald nach Entfaltung der Blume ab, aber die sehr zahlreichen, bis über 10 mm langen, sich strahlig aus-

einander spreizenden Staubblätter bilden mit ihren heller oder lebhafter lila gefärbten, nach der Spitze verdickten Filamenten einen sehr wirksamen Schauapparat. Die von pollensammelnden Immen, pollenfressenden Schwebfliegen und Käfern besuchten, aufrecht oder schräg stehenden Blüten sind protogynisch mit langlebigen Narben und erfahren deshalb neben Autogamie häufig Fremdbestäubung; denn auch nach dem Aufspringen der Antheren werden die Narben von den anfliegenden Insekten in der Regel zuerst berührt, weil jetzt die durch Abspreizen der Staubblätter frei gelegten, in der Mitte der Blüte stehenden Pistille den bequemsten Landeplatz bilden. Bei ausbleibendem Insektenbesuch kann spontane Selbstbestäubung leicht durch Herabfallen des wenig zusammenballenden Pollens auf die Narben stattfinden.

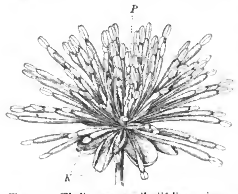


Fig. 25. *Thalictrum aquilegiifolium*, junge Blüte, deren Staubblätter ihre Antheren noch nicht geöffnet haben.
K Kelchblätter, in der Mitte die Pistille P. 3fach vergr.

Andere Pollenblumen, denen entweder die Augenfälligkeit der früher geschilderten oder ihr Pollenreichtum oder auch beides fehlt, wie z. B. *Agrimonia*, erhalten so geringfügigen Insektenbesuch, daß die Fremdbestäubung nicht mit Sicherheit eintritt und durch Vorrichtungen zur regelmäßigen Herbeiführung von Autogamie ersetzt wird. Können wir in solchen Fällen von einer Vereinfachung der Blüteneinrichtung sprechen, so begegnen uns in dieser Blumengruppe aber auch Weiterbildungen verschiedener Art, von denen einige der bemerkenswertesten noch geschildert werden sollen.

So ist die Gattung der Wollkräuter (*Verbascum*) dadurch von Interesse, daß in ihren Blumen neben Pollen auch Futterhaare als Lockmittel auftreten und bisweilen sogar eine geringfügige Nektarabsonderung, also ein Übergang zu den folgenden Blumenklassen, zu beobachten ist. Ihre in fünf fast gleiche Zipfel geteilten Kronen (Fig. 26) breiten sich flach auseinander und sind bei den meisten Arten lebhaft gelb gefärbt; die hierdurch bedingte Augenfälligkeit der Blumen wird noch weiter durch ihre Vereinigung zu langen, reichblütigen, auf große Entfernung sichtbaren Blütenständen erhöht. Die nur in der Fünfzahl vorhandenen Staubblätter stehen ungefähr wagerecht aus der sich in einer senkrechten Ebene einstellenden Krone hervor und sind entweder an allen Filamenten oder nur an denen der drei oberen Staubblätter mit einem dichten Bart weißer oder violetter Wollhaare versehen. Wenn diese auch durch ihren Farbenkontrast die Erscheinung der Blume heben und außerdem von den anfliegenden Insekten dazu benutzt werden, um sich in der Blüte anzuklammern und festzuhalten, so scheint doch die Hauptfunktion dieser Haare darin zu bestehen, daß sie sich den Besuchern als Futter darbieten. Sie sind von keulenförmiger Gestalt, einzellig, dünnwandig und zuckerreich und werden nach den Beobachtungen von H. Müller tatsächlich von verschiedenen Schwebfliegenarten eifrig mit den Rüsselklappen bearbeitet. Unterhalb der Antheren stellt sich die Narbe auf einem schräg abwärts gerichteten Griffel

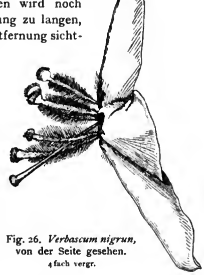


Fig. 26. *Verbascum nigrun*, von der Seite gesehen. 4 fach vergr.

den anfliegenden Insekten in einer solchen Weise entgegen, daß sie wenigstens von den größeren unter ihnen eher als die Antheren berührt und in der Regel mit Pollen aus einer früher besuchten Blüte belegt wird. Bei ausbleibendem Insektenbesuch kann oft spontane Autogamie dadurch erzielt werden, daß beim Herabgleiten der verwelkten Krone die Antheren der im Kronengrunde festsitzenden Staubblätter an der Narbe vorbeistreichen und sie mit Pollen versorgen. Die oben erwähnte Nektarabscheidung ist nur bei wenigen Arten von *Verbascum*, z. B. bei dem hier abgebildeten *V. nigrum*, beobachtet worden und findet in spärlicher Menge an der glatten, glänzenden Innenseite der kurzen Kronröhre statt; hier befinden sich auch 5 Saftmale in Form von kastanienbraunen Flecken.

Wenn schon bei einigen *Verbascum*-Arten die Ausbildung von zweierlei Staubblättern auffällt, die sich außer durch Behaarung oder Kahlheit der Filamente noch durch etwas verschieden gestaltete Antheren unterscheiden, so lassen sich in mehreren Familien auch Fälle einer noch viel weiter gehenden Verschiedenheit in der Form und einer damit im Zusammenhang stehenden Arbeitsteilung der Staubblätter einer und derselben Pollenblume anführen, die, weil sie sich hauptsächlich in einer Differenzierung der Antheren ausdrückt, als Heterantherie bezeichnet wird. Sie ist z. B. bei einigen Angehörigen der in den Tropen der Alten und Neuen Welt durch zahlreiche Kräuter vertretenen Familie der *Commelinaceen* zu beobachten, von denen man in unseren Gärten nicht selten das „Auge Gottes" (*Tradescantia virginica*) sehen kann. Eine heteranthere Art ist die in Fig. 27 abgebildete *Commelina coelestis*, die ihren Speziesnamen wohl der tief himmelblauen Farbe ihrer drei sich in eine ungefähr senkrechte Ebene stellenden Kronblätter verdanken mag. Von ihren sechs Staubblättern dienen die drei oberen dazu, die Aufmerksamkeit der besuchenden Insekten zu erregen und, wie man meint, von den drei unteren, die reichlichen Pollen tragen, abzulenken. An den oberen Staubblättern

sieht man an Stelle der Antheren zunächst nur je vier übers Kreuz gestellte, rundliche, blasige Körper (Fig. 27 B), deren lebhaft gelbe Farbe sich goldig von dem blauen Hintergrunde abhebt; sie treten nur wenig vor ihm hervor, weil die sie tragenden Staubfäden sehr verkürzt sind. Erst bei genauerer Betrachtung bemerkt man, daß sich an den so

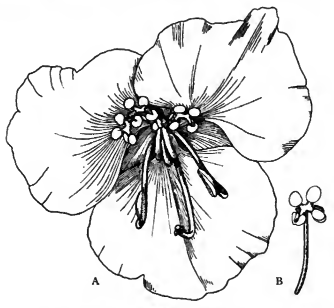


Fig. 27. *Commelina coelestis.*
A Blüte von vorn gesehen, 3fach vergr. B ein Beköstigungsstaubblatt, 6fach vergr.

eigentümlich umgebildeten Antheren noch je zwei kleine längliche Pollensäcke befinden, die gelben Blütenstaub entlassen und ihn den Besuchern als Nahrung preisgeben. Sie werden also als Anlockungs- und Beköstigungsantheren im Unterschiede zu den drei unteren Befruchtungsantheren angesehen werden dürfen. Diese unteren sind viel größer, dunkel gefärbt, mit reichlichem Pollen ausgestattet und auf langen blauen Filamenten befestigt, die sehr wenig von

der Farbe der Krone abstechen. Die Staubfäden der drei unteren Staubblätter und der fadenförmige Griffel, der an seiner Spitze eine kleine Narbe trägt, treten in der unteren Hälfte der Blüte bogig hervor, so daß der Körper eines Insektes, das sich in der Blume niederläßt und die Beköstigungsantheren untersucht, an seiner Unterseite sich mit dem Pollen der Befruchtungsantheren behaften und ihn auf der noch etwas weiter vorragenden Narbe anderer Blüten beim nächsten Besuch absetzen wird.

Eine noch weiter gehende Differenzierung der Staubblätter ist bei zahlreichen Arten der *Caesalpiniaceen*-Gattung *Cassia* beobachtet worden, die in tropischen Gegenden beider Erdhälften einheimisch ist. Die offenen Blüten sind ansehnlich, meistens gelb, seltener weiß gefärbt, aber nektar- und duftlos und werden von Immenarten befruchtet, die sich, um Pollen zu sammeln, auf ihnen einfinden. Bei den einzelnen Arten kommen mancherlei Modifikationen des Blütenbaues vor, so daß wir uns begnügen müssen, ein Beispiel herauszugreifen, welches sich auf die südamerikanische *Cassia tomentosa* (Fig. 28) bezieht. Sie wird an der Riviera vielfach als Zierpflanze angebaut und konnte vom Verfasser kürzlich in dem herrlichen botanischen Garten von La Mortola bei Ventimiglia genauer untersucht werden. Die goldgelben Blüten breiten sich auf einen Durchmesser von etwa 3 cm schüsselförmig auseinander, stehen ziemlich senkrecht und sind von fast regelmäßigem radiären Bau. Sie enthalten ein schräg nach unten vorgestrecktes Pistill mit weißhaarigem Fruchtknoten und zehn Staubblätter von so verschiedenartiger Ausbildung, daß man drei Gruppen unter ihnen aufstellen kann. In der lebhaft gelben Farbe stimmen alle überein, ihre Länge aber und die Struktur ihrer Antheren, sowie ihre Anordnung in der Blüte und ihre Funktion erlauben, sie als Anklammerungs-, Beköstigungs- und Befruchtungsstaubblätter auseinanderzuhalten. Die drei Befruchtungsstaubblätter stehen in der Nähe des Pistills, dem sie mit ihrer Länge von 13 bis 14 mm fast gleichkommen, aus der Blüte hervor, zwei zu

beiden Seiten, eins unterhalb des Pistills; ihre langen Antheren öffnen sich mit kleinen Löchern am Scheitel. Im oberen Abschnitt der Blüte stehen um den Grund des Frucht-

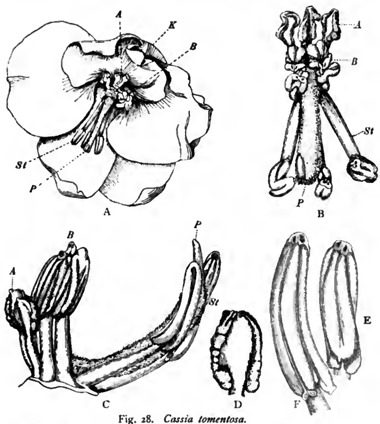


Fig. 28. *Cassia tomentosa.*

A Blüte bei 2facher Vergr.; *K* ein Kelchblatt, *A* drei Anklammerungsstaubblätter, *B* vier Beköstigungsstaubblätter, *St* drei Befruchtungsstaubblätter, *P* Pistill. B die Geschlechtsorgane von vorn, C von der Seite gesehen, Buchstaben wie in Fig. A; 4fach vergr. D eine Anklammerungsanthere. E eine Beköstigungsanthere, F eine Befruchtungsanthere; 8fach vergr.

knotens grade nach vorn gerichtet die übrigen kürzeren Staubblätter, von denen aber nur die vier tiefer angeordneten, die ca. 10 mm lang sind, normale Antheren besitzen.

Diese vier Beköstigungsantheren führen eben solche Pollenkörner wie die Befruchtungsantheren, sind aber etwas kürzer und zeigen zwischen den vier Längsfächern ein schwieliges, orangerotes Gewebe, welches vielleicht als Futtergewebe für die Besucher aufzufassen ist; auch sie springen mit Löchern am Scheitel auf. Die drei zu oberst in der Blüte stehenden Anklammerungsstaubblätter sind nur 6 mm lang, ihre rundlichen, kaum 3 mm langen Antheren enthalten zwar noch die vier mit normalem Pollen versehenen Fächer, aber sie öffnen sich nicht, haben also unzweifelhaft ihre ursprüngliche Funktion eingebüßt; das schwielige Gewebe ist bei ihnen kräftiger entwickelt als bei den Beköstigungsantheren. Anfliegende Insekten — im botanischen Garten zu Buitenzorg auf Java wurden *Xylocopa*-Arten und Schwebfliegen als Besucher beobachtet — nehmen so auf der Blume Platz, daß sie sich mit den Vorderbeinen an den Anklammerungsantheren festhalten und in dieser Stellung bequem den Pollen der Beköstigungsantheren ausbeuten. Dabei drücken die Holzbienen die lederartig festen Antherenwandungen so zusammen, daß der Blütenstaub aus den an der Spitze befindlichen Öffnungen hervortritt, also gewissermaßen ausgemolken wird. Währenddem kommen die Insekten mit der Unterseite ihres Hinterleibes mit der Narbe und den zwei seitlichen Befruchtungsantheren in Berührung, bepudern sich hier mit Pollen und vollziehen deswegen häufig Fremdbestäubungen, weil die Narbe etwas weiter aus der Blüte hervorsteht als die Antheren und deshalb von den anfliegenden Insekten früher berührt wird. Eine leichte Unregelmäßigkeit in der Blüte, die geringe und bei *Cassia tomentosa* kaum merkliche Biegung des Pistills nach der rechten oder linken Seite, deutet eine Eigentümlichkeit anderer *Cassia*-Arten an, bei denen das weibliche Organ ganz auffallend nach der einen Seite herausgedreht ist und auch die beiden seitlichen Befruchtungsstaubblätter sich weit auseinander spreizen. In solchen Blüten müssen anfliegende Immen zuerst die Narbe mit der einen Seite

und eine Befruchtungsanthere mit der entgegengesetzten Seite ihres Körpers berühren; besuchen sie nachher eine andere Blüte, deren Stempel nach der anderen Seite gebogen ist, so setzen sie auf dessen Narbe den aus der früher besuchten Blüte stammenden Pollen ab. Es ist also auch diese eigenartige „Rechts- und Linksgriffligkeit" eine der Fremdbestäubung dienende Einrichtung, bei der die Insekten eine pleurotribe Pollenaufladung erfahren. An *Cassia fistula* konnte G. Tischler feststellen, daß sich zwischen den Pollenkörnern der Beköstigungs- und der Befruchtungsantheren eine in ökologischer Hinsicht sehr bemerkenswerte Differenz ausgebildet hat: die etwas größeren Beköstigungspollen sind nämlich zur Zeit ihrer Reife dick mit Stärkekörnchen angefüllt, aber zum Austreiben von Pollenschläuchen und also zum Vollzug der Befruchtung unfähig, während die Befruchtungspollen nur im unreifen Zustand Stärke enthalten, später aber stärkefrei sind und leicht auskeimen. Bei *Cassia tomentosa* ist ein derartiger Unterschied zwischen den Pollenkörnern der verschiedenen Antheren nicht vorhanden; alle sind stärkefrei.

So möchten denn die Blüten der Gattung *Cassia* wohl die höchste Ausbildungsstufe unter den Pollenblumen repräsentieren.

Mit den nektarführenden Blüten sind diese durch mancherlei Zwischenstufen verknüpft: bald so, daß Pollenblumen Ansätze zur Nektarabsonderung zeigen oder unter gewissen äußeren Umständen ausnahmsweise Nektar ausscheiden können, bald indem nektarhaltige Blumen unter ungünstigeren klimatischen Bedingungen die Nektarproduktion aufgeben und zu Pollenblumen werden. So kann man bei einigen Rosenarten, z. B. bei *Rosa rubiginosa*, eine geringe Nektarschicht auf dem fleischigen Kelchrande nachweisen, und unter den Cistrosen, die sonst lauter Pollenblumen sind, bemerkte ich bei *Cistus villosus*, daß der unter dem Fruchtknoten stehende, die Staubblätter tragende Diskus an seinem oberen Rande spärliche Nektartröpfchen aus-

schied. Ein Beispiel von Rückbildung zur Pollenblütigkeit bieten die in ihrer Bestäubungseinrichtung auch sonst sehr merkwürdigen Blüten des Weinstockes (*Vitis vinifera*, Fig. 29). Sie sind klein und unscheinbar, aber von einem herrlichen Wohlgeruch. Eine Krone besitzen sie nicht, und ihr aus fünf grünen Blättern bestehender Kelch wird beim Aufgehen der Blüte als ein „Mützchen" abgeworfen, indem die Kelchblätter an der Spitze miteinander verbunden bleiben und an der Basis abreißen. Nun spreizen sich die fünf Staubblätter auseinander, wobei sie sich von dem in der Mitte stehenden Fruchtknoten abwenden, der auf einem kurzen Griffel eine kleine, rundliche und klebrige Narbe trägt; am Grunde des Fruchtknotens befinden sich zwischen den Staubfäden fünf fleischige Drüsen von orangegelber Farbe, die man geneigt wäre als Nektarien anzusprechen, die indessen bei uns nie eine Absonderung erkennen lassen. In Italien scheiden sie aber tatsächlich Nektar aus, und so muß man sie als bei uns, wo die Rebe nicht ursprünglich einheimisch ist, funktionslos gewordene Nektarien ansehen. Rein äußerlich betrachtet erscheinen die Rebenblüten als zwitterig, in Wirklichkeit sind sie aber sehr häufig, und bei der wild wachsenden Form immer, scheinzwitterig, weil entweder die männlichen oder die weiblichen Organe funktionsunfähig geworden sind und dies auch durch mehr oder weniger weit gehende Verkümmerung zu erkennen geben. Während die wilde Rebe zweihäusig ist, treten bei den angebauten Rebsorten neben

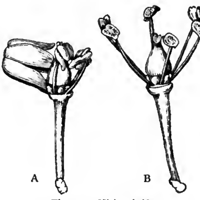


Fig. 29. *Vitis vinifera.*
A Blüte während des Aufblühens, wobei der Kelch als ein Mützchen abgeworfen wird; B geöffnete Blüte. 6fach vergr.

den scheinzwitterigen immer echte Zwitterblüten auf, und zwar in verschiedenartigen Kombinationen mit scheinzwitterigen männlichen oder weiblichen Blüten: neben Weinstöcken einer bestimmten Sorte mit lauter Zwitterblüten gibt es auch weibliche und männliche Stöcke, und auf den zwitterigen treten bisweilen auch männliche, nie aber weibliche Blüten auf. Männliche Reben sind natürlich unfruchtbar, weibliche bedürfen der Bestäubung mit Pollen von männlichen oder zwitterigen Stöcken, und nur an zwitterigen ist die Möglichkeit zu spontaner Autogamie der Blüten gegeben. Unter den kultivierten Rebsorten haben sich sogar solche ausgebildet, die bald in hohem, bald in geringerem Grade die Fähigkeit besitzen, ohne Bestäubung und Befruchtung samenlose Beeren, sog. Jungfernfrüchte, hervorzubringen. Diese Verhältnisse, die hier nur angedeutet werden können, sind von hoher praktischer Bedeutung für den Weinbau. Insektenbesuch wird den Rebenblüten, wenigstens bei uns, nicht sehr reichlich zuteil, doch sind zahlreiche Käferarten, Fliegen, Bienen und Hummeln an ihnen beobachtet worden. Da der Pollen leicht von den geöffneten Antheren abbröckelt, so kann an zwitterigen Stöcken spontane Autogamie und Geitonogamie unschwer eintreten; auch der Wind kann den Blütenstaub auf kürzere Entfernungen forttragen und dabei gelegentlich auf die Narben anderer Blüten bringen.

KAPITEL VII.

BLUMEN MIT ALLGEMEIN ZUGÄNGLICHEM NEKTAR (A).

Die zahlreichen in diese Blumenklasse gehörigen Arten zeichnen sich durch Einfachheit des Blütenbaues nach Zahl und Stellung der einzelnen Blütenorgane, sowie durch leichte Zugänglichkeit des Blüteninnern aus. Der Nektar wird in der Regel von der Außenseite des Fruchtknotens oder von seiner drüsigen Unterlage oder einem besonderen Polster auf seinem Scheitel, in andern Fällen auch vom Blütengrunde abgesondert und dargeboten. Da er ohne weiteres sichtbar und von allen Seiten zugänglich ist, würden besondere Saftmale unnötig sein und fehlen in der Tat. Eine bunte Menge der verschiedenartigsten Besucher kommt in solchen Blumen auf ihre Rechnung und ist besonders auf den Arten mit reichlicher Nektarproduktion in großer Anzahl der Individuen anzutreffen, nur mit der Einschränkung, daß die langrüsseligen Immen und die Schmetterlinge den weniger blumentüchtigen Insekten, wie Fliegen, Käfern u. dgl., das Feld überlassen. Namentlich die in dieser Blumenklasse sehr häufigen weißen Blumen werden von den mannigfaltigsten Insektenarten besucht, während gelbe und grünlichgelbe anscheinend den Käfern nicht auffallen oder unangenehm sind, da sie von diesen im ganzen unerwünschten Besuchern gemieden werden. In welcher Weise nun die hierher gehörigen Blumen, trotzdem sie sich vielfach mit dem Besuch unverständiger und ungeschickter Insekten begnügen müssen, sich dennoch den Vollzug von Bestäubungen sichern, das soll an einer Reihe von typischen Beispielen gezeigt werden.

Bei einer Gruppe kleiner und wegen der grünlichen Farbe ihrer Blütenhüllen sehr unscheinbarer Blumen, wie z. B. bei den hier kurz beschriebenen von *Adoxa*, *Sibbaldia*, *Chrysosplenium* und *Buxus* wird eine zur Sicherung von Fremdbestäubungen ausreichende Zahl von Besuchern lediglich oder doch vorzugsweise durch reichliche Aussonderung von bequem zugänglichem Nektar angelockt. Die kleine *Adoxa moschatellina* (Fig. 30), wegen des zarten moschusähnlichen Duftes der Blüten Moschuskraut genannt, blüht im zeitigen Frühjahr bei uns im frischen und lockeren Boden von Gebüschen, besonders an Bachufern, und ist den Botanikern als lebendiger Beweis für die Unnatürlichkeit des Linnéschen Sexualsystems bekannt. Denn von den fünf Blüten, die am Ende des Stengelchens in einem kleinen Köpfchen beisammen stehen, ist die gipfelständige nach der 4-Zahl gebaut und mit acht Staubblättern ausgestattet, während die vier in zwei gegenständigen Paaren darunter angeordneten 5zählig sind und zehn Staubblätter enthalten; darum hat Linné auch dem Pflänzchen den Namen *Adoxa*, d. h. die Ruhmlose, beigelegt. Kelchblätter und Kronzipfel der Blüten sind hellgrün und breiten sich flach aus, Antheren und Narben sind ungefähr gleichzeitig entwickelt und stehen in gleicher Höhe, jedoch so weit seitlich voneinander entfernt, daß spontane Autogamie höchstens in den seitlichen Blüten ausnahmsweise durch Pollenfall eintreten kann. Fremdbestäubung wird dagegen (neben Selbstbestäubung) durch kleine Käfer, zahlreiche kleine Fliegen, Mücken und Schlupfwespen besorgt, welche den Nektar auflecken, der von einem fleischi-

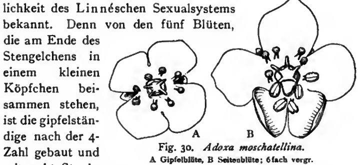


Fig. 30. *Adoxa moschatellina.*
A Gipfelblüte, B Seitenblüte; 6fach vergr.

gen Ringe am Grunde der kurzen Staubfäden abgesondert wird, und dabei mit den Füßen und Rüsseln bald den Pollen, bald die am Ende der Griffel stehenden Narben berühren.

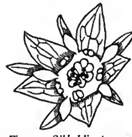


Fig. 31. *Sibbaldia procumbens,* junge Blüte. 6fach vergr.

Auch die in den Alpen einheimische *Rosacee Sibbaldia procumbens* (Fig. 31) hat kleine, grüne und offene Blümchen, in denen trotz ihrer Homogamie spontane Selbstbestäubung durch die Entfernung der Antheren von den Narben verhindert ist. Die zu kleinen Trugdolden vereinigten Blumen haben einen fünfblätterigen Kelch nebst Außenkelch, wie die nahe verwandten Fingerkraut-(*Potentilla-*)Arten, fünf sehr kleine, grünliche Kronblätter und fünf kurze Staubblätter, die am Rande einer fleischigen, im Blütengrunde stehenden und reichlichen Nektar absondernden Scheibe eingefügt sind; die Mitte der Blüte nimmt ein kleines Köpfchen von meistens zehn Stempeln ein. Die zahlreichen Besucher der Blüten, kurzrüsselige Fliegen, Schlupfwespen und Ameisen, bewirken Fremd- und Selbstbestäubungen.



Fig. 32. *Chrysosplenium alternifolium,* jungeBlüte im weiblichen Zustand. 6fach vergr.

Die ebenfalls ähnlich ausgerüsteten Blüten des an schattigen, quelligen Orten wachsenden und im ersten Frühjahr blühenden Milzkrautes (*Chrysosplenium alternifolium,* Fig. 32) sind hinsichtlich ihrer Augenfälligkeit dadurch etwas besser gestellt, daß die an sich auch nur kleinen Blüten gelblich gefärbt und bis zu 12 oder mehr in einer Trugdolde dicht nebeneinander geordnet, außerdem aber von den obersten, gelben Laubblättern so umgeben sind, daß eine wagerechte gemeinsame Schaufläche entsteht, die durch Annäherung mehrerer Blütenstände einige Zentimeter im Durchmesser erreichen kann. Jede Einzelblüte stellt ein flaches Näpfchen von 4—7 mm Durchmesser dar, dessen Rand von den vier

gelblichen Kronblättern gebildet wird, und dessen Boden eine breite, fleischige, mit Nektartröpfchen bedeckte Scheibe ist. In deren Mitte ragen zwei auseinandergespreizte, etwa 1 mm lange Griffel hervor, an ihrer Peripherie stehen acht kurze Staubblätter, deren Antheren gleichzeitig mit der Narbenentwickelung oder etwas später sich öffnen und ringsum mit gelbem Pollen bedecken. Zahlreiche kurzrüsselige Insekten, kleine Käfer, Gallmücken und Fliegen, sowie winzige Mücken besuchen die Blumen und vollziehen, indem sie mit unregelmäßigen Bewegungen auf der Blütenstandsebene umherkriechen, Fremd- und Selbstbestäubungen. Spontane Bestäubung kann höchstens eintreten, wenn am Ende des Blühens die Blumen durch Krümmung ihrer Stiele sich so neigen, daß einzelne Narben in die Fallinie des abbröckelnden Pollens zu stehen kommen.

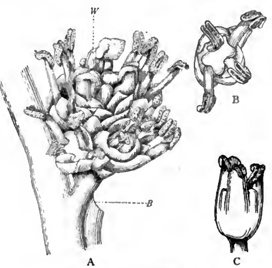


Fig. 33. *Buxus sempervirens.*

A achselständiger Blütenknäuel, aus einer weiblichen Blüte *W* und mehreren männlichen bestehend, bei *B* ein Laubblatt weggeschaltten; 6fach vergr. B eine männliche Blüte von oben gesehen, mit einem Nektarium in der Mitte; 10fach vergr. C eine weibliche Blüte von der Seite, nach Entfernung der Blütenhülle; zwischen den Griffeln die Nektarien; 10fach vergr.

Daß bei höchst einfachem Blütenbau selbst für eingeschlechtige Blüten mit offen liegendem Nektar die Bestäubung hinreichend gesichert sein kann, zeigt der Buchsbaum (*Buxus sempervirens*). Dessen Blüten (Fig. 33) finden

sich in kopfig verkürzten Ähren von gelblichgrüner Farbe in den Achseln von Laubblättern und entwickeln sich bereits im März oder April. Am Gipfel des Blütenstandes befindet sich eine weibliche Blüte, die etwas früher als die männlichen Blüten derselben Infloreszenz sich öffnet (Metandrie); unter ihr stehen sechs oder mehr männliche Blüten. Diese zeigen in der Mitte einen vierlappigen, hellgelben, fleischigen Wulst, welcher Nektartröpfchen absondert; er ist von vier weit hervorragenden Staubblättern mit dicken Antheren und vier kurzen grünen Blütenhüllblättern umgeben. Die weibliche Blüte besteht aus einem von fünf bis sechs Blütenhüllblättern umschlossenen Pistill, auf dessen Fruchtknoten drei in der Mitte zusammenstoßende, je einen Nektartropfen aussondernde Kissen angebracht sind; diese Nektarien werden von drei mit ihnen abwechselnden Griffeln überragt, die auf ihrer Innenseite mit zweiteiligen Narben besetzt sind. Wegen ihres Nektarreichtums, der frühen Blütezeit und des angenehmen honigartigen Duftes erfahren die Blüten einen sehr reichlichen Besuch von Honigbienen, kleineren Immen, Fliegen, gelegentlich auch von Schmetterlingen;

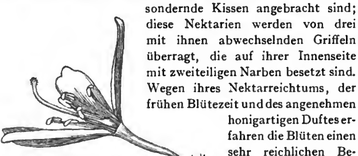


Fig. 34. *Anthericum liliago*, Blüte von der Seite nach Wegnahme von zwei Blütenblättern. $1\frac{1}{2}$fach vergr.

während die kurzrüsseligen Insekten den Nektar aufsaugen, sammelt die Honigbiene vorzugsweise den Pollen mit großer Emsigkeit. Infolge der vorauseilenden Entwicklung der Narben und weil die gipfelständige weibliche Blüte immer die bequemste Anflugstelle an dem Blütenstande darbietet, vollziehen die Besucher sehr häufig Kreuzbestäubungen zwischen verschiedenen Ähren.

Die meisten Blumen der Klasse *A* besitzen durch ein lebhaft gefärbtes Perianth eine größere Augenfälligkeit, z. B.

die in ihrer Blüteneinrichtung noch sehr einfachen der zu den *Liliaceen* gehörigen Graslilie (*Anthericum liliago*, Fig. 34). Sie breiten sich wie ein sechsstrahliger weißer Stern aus, sind homogam und bieten den durch ihre Ansehnlichkeit angelockten Insekten (Bienen, Hummeln, Wespen, Schmetterlinge, Fliegen und Käfer) in der auf heraufgebogenem Griffel aus der Blüte hervorstehenden Narbe einen Anflugplatz, auf dem sie den von anderen Blüten mitgebrachten Pollen absetzen, ehe sie in der Blume weiter vorrückend mit den Antheren in

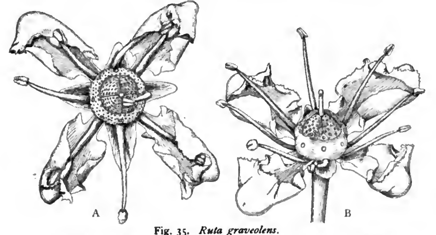


Fig. 35. *Ruta graveolens.*
A junge, im männlichen Zustand befindliche Blüte von oben. B ältere, im weiblichen Zustand befindliche Blüte schräg von oben gesehen. 4 fach vergr.

Berührung kommen und den in spärlicher Menge vom oberen Teile des Fruchtknotens abgesonderten Nektar aufsaugen.

Ein innerhalb dieser Blumenklasse sehr häufig angewandtes Mittel zur Herbeiführung von Fremdbestäubung ist eine stark ausgeprägte protandrische Dichogamie, die nicht selten mit Bewegungen der Staubblätter Hand in Hand geht. In ausgezeichneter Weise zeigt diese Vorgänge die Gartenraute (*Ruta graveolens*, Fig. 35), deren Blüteneinrichtung bereits von Sprengel beschrieben worden ist. Ihre Blüten stehen aufrecht, haben eine trübgelbe Farbe und, wie die

ganze Pflanze, einen durchdringenden Duft. Beim Aufblühen spreizen sich ihre 4 (in den Gipfelblüten der Rispenäste 5) kapuzenförmigen Kronblätter in eine horizontale Lage auseinander und nehmen dabei die meist zu 2 in ihnen eingeklemmten Staubblätter mit sich. Bald nachher werden diese einzeln nacheinander frei, bewegen sich aufwärts und krümmen sich so nach innen, daß sie sich auf den in der Mitte der Blüte stehenden Fruchtknoten auflegen und hier ihre geöffnete, ringsum mit Pollen bedeckte Anthere darbieten. Nach einiger Zeit bewegt sich das Staubblatt zurück, begibt sich in eine horizontale oder etwas schräg nach oben gerichtete Lage, verlängert sich noch ein wenig, und seine Anthere verwelkt. Während ein Staubblatt seine Rückwärtsbewegung ausführt, nimmt ein anderes seine Stellung in der Blütenmitte ein, bis endlich alle, meist einzeln nacheinander, abgeblüht haben. In dieser ganzen Zeit kann in der Blüte keine Bestäubung eintreten, denn der auf dem Scheitel des Fruchtknotens stehende Griffel ist jetzt ganz kurz und hat noch keine Narbe entwickelt. Erst nach dem Zurückgehen des letzten Staubblattes wächst der Griffel auf eine Länge von 3 mm heran, und auf seiner Spitze wird die rundliche Narbe sichtbar; sie kann durch in der Blütenmitte anfliegende Insekten nur mit solchem Pollen belegt werden, den sich diese in einer jüngeren Blüte an der nämlichen Körperstelle aufgeladen haben. Der Fruchtknoten steht auf einer dicken, drüsigen Unterlage, welche in Grübchen und an ihrer ganzen Oberfläche Nektar in zahlreichen Tröpfchen absondert; er lockt so viele Fliegen und Hautflügler zum Besuch der Blüten an, daß diese auf die Möglichkeit spontaner Selbstbefruchtung so gut wie vollständig verzichten konnten. Zwar richten sich bisweilen vor dem Verwelken alle Staubblätter noch einmal in die Höhe, und wenn dann die Antheren noch nicht abgefallen sind und noch Pollen führen, so kann wohl etwas davon auf die darunter stehende Narbe fallen, indessen ereignet sich das nur ausnahmsweise.

Auch die nektarreichen und kräftig duftenden Blüten der Linden (*Tilia grandifolia* und *T. parvifolia*, Fig. 36) sind stark protandrisch und besitzen trotz ihrer wenig auffälligen gelblichen Farbe durch Zusammenordnung zu 3- bis 11 blütigen Trugdolden und durch das helle, zungenförmige, mit dem Stiel des Blütenstandes verwachsene Hochblatt eine bemerkenswerte Augenfälligkeit. Der Nektar wird in ihnen auf der Innenseite der 5 Kelchblätter offen abgesondert und dargeboten, ist aber vor Regen dadurch geschützt, daß die Blüten nach unten hängen oder schräg abwärts geneigt sind. Mit den Kelchblättern wechseln 5 hellgelbe, sich weit auseinander legende Kronblätter ab, dann folgen in der Blüte zahlreiche auseinandergespreizte Staubblätter mit langen Filamenten, und in der Mitte steht ein Stempel mit behaartem Fruchtknoten und zylindrischem Griffel, dessen Narbe an jungen Blüten noch nicht entwickelt ist. Die Lindenblüten werden von nektarsaugenden Honigbienen, aber auch von Hummeln, Wespen und Fliegen so reichlich besucht, daß Fremdbestäubung durchaus gesichert ist und spontane Autogamie wegen der gegenseitigen Stellung der Geschlechtsorgane in der Tat auch nur ausnahmsweise eintritt.

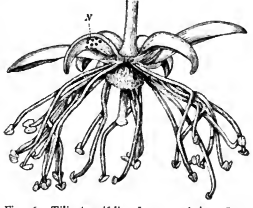


Fig. 36. *Tilia parvifolia.* Junge, noch im männlichen Zustand befindliche Blüte nach Entfernung von 1½ Kelchblättern, 2 Kronblättern und mehreren Staubblättern an der Vorderseite.

N Nektartröpfchen auf der Innenseite eines durchgeschnittnen Kelchblattes. 4fach vergr.

An kleinblumigen Arten mit offen liegendem Blütennektar wird ausreichender Insektenbesuch häufig durch kräftigen Duft und Vereinigung der Blüten zu großen und reichblütigen Infloreszenzen gesichert, Fremdbestäubung wiederum durch Protandrie herbeigeführt. Dies trifft z. B. für die meisten Labkrautarten (*Galium*, Fig. 37) zu, deren kleine, weiße oder gelbe Blüten große Rispen bilden. Die vierzipfelige Krone breitet sich flach aus, so daß der Nektar, der in der Mitte der Blume von einer auf dem unterständigen Fruchtknoten sitzenden, die Basis der beiden Griffel umgebenden Scheibe abgesondert wird, frei daliegt. In der

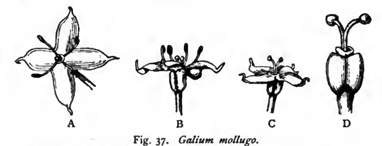


Fig. 37. *Galium mollugo.*

A junge Blüte im männlichen Zustand, schräg von oben; B dieselbe von der Seite; 6fach vergr. C alte, im weiblichen Zustand befindliche Blüte; 6fach vergr. D entwickeltes Pistill mit Nektarium am Grunde der Griffel; 12fach vergr.

jungen Blüte sind die 4 zwischen den Kronzipfeln eingefügten Staubblätter gerade oder schräg aufwärts gerichtet, die beiden Griffel mit noch unausgebildeten Narben dicht aneinander gelegt; später verschrumpfen die Staubblätter, ihre Staubfäden biegen sich erst wagerecht auswärts und schlagen sich dann zwischen den Kronzipfeln so nach unten, daß die welk gewordenen Antheren unter die Blüte beiseite geschafft werden. Jetzt spreizen sich die Griffel auseinander und bieten die entwickelten Narben den besuchenden Insekten, die meist in jüngeren Blüten an ihren Füßen gesammelten Pollen mitbringen, zur Bestäubung dar. Bei den verschiedenen *Galium*-Arten zeigt die Blüteneinrichtung manche kleinen, aber für den Bestäubungsvorgang bedeutungs-

vollen Abänderungen. Arten, die sich eines weniger reichlichen Insektenbesuches erfreuen, weil ihre Blüten durch vereinzelte Stellung oder Unscheinbarkeit keine starke Anziehungskraft ausüben, haben sich in entsprechender Weise die Möglichkeit spontaner Selbstbestäubung gewahrt: durch schwächere Protandrie oder völlige Homogamie, Unterbleiben der Herauskrümmung der Staubblätter oder sogar deren Zusammenneigen über den Narben. Umgekehrt hat die Sicherheit regelmäßiger Allogamie bisweilen (bei *G. cruciata* und *G. saccharatum*) zur Ausbildung von männlichen Blüten neben den zwitterigen in andromonözischer Verteilung geführt.

Ähnliche, aber in noch ausgezeichneterer Weise ausgeprägte Eigentümlichkeiten zeichnen die Blüten der großen Familie der *Umbelliferen* aus, die mit wenigen Ausnahmen ebenso wie in ihrem Blütenbau auch in ihrer Bestäubungseinrichtung in hohem Maße untereinander übereinstimmen. Die an sich kleinen, meist weiß oder gelb gefärbten Blumen sind bekanntlich dadurch, daß sie in großer Anzahl an der Oberfläche zusammengesetzter Dolden sich in eine flache oder konvexe Ebene anordnen (Fig. 38), so augenfällig, daß die Schirme dieser Pflanzen zu den auffallendsten Erscheinungen auf Wiesen und lichten Waldplätzen gehören und einen wahren Tummelplatz für die mannigfaltigsten Insekten abgeben. Die 5 Kronblätter, welche vornehmlich als Schauapparat dienen, sind bei zahlreichen Arten zur Erhöhung der Augenfälligkeit der Blütenstände in der Weise ungleich ausgebildet, daß die den Rand eines Döldchens oder der ganzen Dolde einnehmenden „strahlen", d. h. erheblich vergrößert sind. Auf dem Scheitel des unterständigen Fruchtknotens jeder Blüte (Fig. 39) befindet sich ein saftiges, hell gefärbtes Polster, welches die Mitte der flach auseinander gebreiteten Blume einnimmt und sich mit einer Nektarschicht bedeckt. Sogleich beim Aufgehen der Blume spreizen sich die 5 zwischen den Kronblättern eingefügten Staub-

blätter weit auseinander und bieten ihre ringsum mit Pollen bedeckten Antheren ein wenig oberhalb der allgemeinen Oberfläche der Dolde so dar, daß die über den Blütenstand wandernden und den Nektar aufleckenden Besucher je nach ihrer Größe seitlich oder am Bauche sich mit dem Blütenstaube behaften. Solange die Staub-



Fig. 38. Zusammengesetzte Dolde einer *Umbellifere, Daucus carota.* Nat. Gr.

blätter noch frisch sind, ist von den 2 Griffeln der Blüte in der Regel so viel wie nichts zu bemerken; die Blume fungiert also, obwohl sie beiderlei Geschlechtsorgane enthält, in diesem Zustande lediglich als männlich, und da das Blühen einer ganzen Dolde am Umfang beginnt und regelmäßig nach der Mitte hin fortschreitet, der männliche Zustand aber ziemlich lange andauert, so befindet sich bald die junge Dolde durchaus in diesem männlichen Entwicklungsstadium. Nach dem Verstäuben des Pollens verwelken die Staubblätter und fallen aus der Blüte heraus; nun erscheinen mitten auf dem zentralen Nektarpolster die beiden Griffel, verlängern sich, entwickeln

an ihrer Spitze je eine kleine kopfige Narbe und spreizen sich so auseinander, daß die Narben genau in derselben Ebene stehen, in der sich früher die Antheren befanden. So tritt die ganze Dolde in ein weibliches Stadium ein, in welchem die Besucher bei der dichten Stellung der Einzelblüten binnen kurzer Zeit eine große Menge von Bestäubungen vollziehen können, die natürlich nur Fremdbestäubungen sind. Die Sicherheit dieser Befruchtungen ist so groß, daß die meisten Umbelliferen nicht nur auf die Autogamie verzichten, sondern häufig auch noch männliche Blüten ausbilden konnten, in denen der

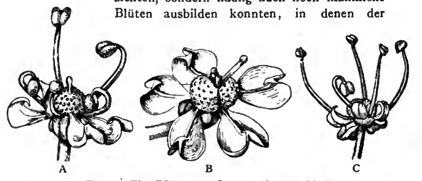


Fig. 39. Einzelblüten von *Imperatoria ostruthium.*

A Zwitterblüte im männlichen, B im weiblichen Zustande, C männliche Blüte; das Griffelpolster mit Nektartröpfchen bedeckt. 12fach vergr.

verkümmerte Fruchtknoten nur als Träger des Nektarpolsters dient, die Griffel aber gar nicht mehr zur Entwicklung kommen (Fig. 39 C). Je weiter die Blütezeit und das Wachstum der Pflanze fortschreitet, desto zahlreicher treten diese männlichen Blüten auf, so daß auch zur Bestäubung der letzten im weiblichen Zustand befindlichen Zwitterblüten immer noch Pollen zur Verfügung steht. Seltener kommt in dieser Familie die Bildung von weiblichen neben den zwitterigen Blüten vor, und bei einer einheimischen Art, *Trinia glauca*, ist fast vollständige Trennung der Geschlechter eingetreten und die Pflanze zwar nicht durchgängig, aber doch

in manchen Gegenden zweihäusig geworden. Die kapländische *Umbellifere Arctopus echinatus* zeigt immer vollkommene Diözie.

Die bei der zuletzt genannten Familie begonnene Umbildung zwitteriger Blüten zu eingeschlechtigen finden wir bei den Ahornarten (*Acer*) so weit durchgeführt, daß es wahrscheinlich in der ganzen, mehr als 100 Spezies enthaltenden Gattung gar keine echten Zwitterblüten mehr gibt. Solche zwar, die Staubblätter und Stempel anscheinend wohl ausgebildet aufweisen, kommen sehr häufig vor, aber schon Linné wußte, daß sie entweder „weibliche Zwitter" sind, deren Antheren sich nicht öffnen, oder „männliche Zwitter", bei denen die Antheren Pollen entlassen, die Pistille sich aber nicht zu Früchten entwickeln. Derartige Blüten hat Kerner „scheinzwitterig" genannt. Sie finden sich bei den Ahornarten in so mannigfaltiger Ausbildung, daß sie bald echten Zwitterblüten zum Verwechseln ähnlich sehen, bald durch immer weiter vorschreitende Verkümmerung des einen oder andern Geschlechtes allmähliche Übergänge zu denjenigen Gattungsgenossen darstellen, in deren Blüten nur einerlei Sexualorgane vorhanden und selbst die Rudimente des entgegengesetzten Geschlechtes verschwunden sind, wie z. B. bei dem in Nordamerika einheimischen, in unsern Gärten häufig angepflanzten Eschen-Ahorn (*Acer negundo*). Die Blüten der Ahorne besitzen einesteils lebhaft gelb oder rötlich gefärbte Blütenhüllen, deren Augenfälligkeit sich infolge ihrer Zusammenstellung zu ansehnlichen Blütenständen steigert und bisweilen durch deren frühzeitige Entfaltung vor der Entwicklung der Belaubung höchst wirksam wird; zum andern Teil sind sie grünlich oder sonst unscheinbar, erhalten aber auch dann ausreichenden Besuch von Honigbienen, andern Immenarten und Schwebfliegen. Beim Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*, Fig. 40) sind die hellgrünen Blüten durchaus scheinzwitterig und zu hängenden Trauben vereinigt, die sich erst nach der Belaubung des Baumes entwickeln. Jede Traube enthält in wechselnder Anordnung weib-

liche und männliche Blüten, letztere in erheblich größerer Anzahl und von geringerer Größe; beiderlei Blüten wenden ihre Öffnung nach unten und schützen dadurch ihren Nektar vor Regen. Denn in ihrem Grunde liegt innerhalb der aus je 5 Kelch- und Kronblättern bestehenden Blütenhülle eine nektarabsondernde Scheibe, in deren Mitte sich das Pistill befindet, während in dessen Umkreis auf ihr 10 Staubblätter stehen. In den

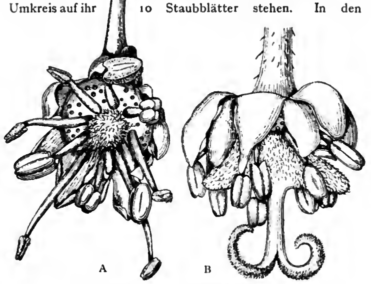


Fig. 40. *Acer pseudoplatanus.*
A männliche Blüte schräg von unten, B weibliche Blüte von der Seite; im Blütengrunde Nektartröpfchen. 6fach vergr.

weiblichen Blüten (Fig. 40 B) ist das Pistill etwa 8 mm hoch, sein 2zipfeliger Fruchtknoten dicht mit weißen wolligen Haaren besetzt, der Griffel spaltet sich an seinem Ende in 2 große, bogig zurückgekrümmte Schenkel, die auf ihrer Außenfläche mit Narbenpapillen bedeckt sind; die Staubblätter haben so kurze Filamente, daß sie die 4 mm langen Blütenhüllblätter kaum überragen, und Antheren, die zwar normal aussehen und auch in ihren Fächern

Pollenkörner enthalten, aber niemals aufspringen. Die männlichen Blüten (Fig. 40 A) zeigen in der Mitte ein Pistillrudiment von etwa 3 mm Länge, welches aus einem ganz kleinen, rundlichen, weißhaarigen Fruchtknoten und einem kurzen, zweispaltigen, aber narbenlosen Griffel besteht; die Staubblätter wachsen nacheinander auf eine Länge von 7 mm heran, spreizen sich nach außen und öffnen ihre Antheren, die sich dann ringsum mit gelbem Pollen bedecken, durch Längsrisse.

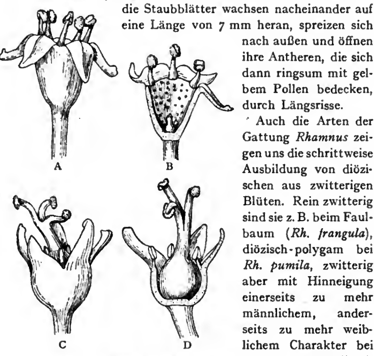


Fig. 41. *Rhamnus alaternus.*
A, B männliche, C, D weibliche Blüte von der Seite und im Durchschnitt. 8fach vergr.

Auch die Arten der Gattung *Rhamnus* zeigen uns die schrittweise Ausbildung von diözischen aus zwitterigen Blüten. Rein zwitterig sind sie z. B. beim Faulbaum (*Rh. frangula*), diözisch-polygam bei *Rh. pumila*, zwitterig aber mit Hinneigung einerseits zu mehr männlichem, anderseits zu mehr weiblichem Charakter bei der nordamerikanischen *Rh. lanceolata*, diözisch mit scheinzwitterigen männlichen und weiblichen Blüten bei *Rh. saxatilis* und diözisch mit geringen Rudimenten des andern Geschlechtes bei *Rh. alaternus* (Fig. 41). Dieser dem Mediterrangebiet angehörige immergrüne Strauch hat sehr kleine, unscheinbare Blüten, an denen die Kronblätter ganz fehlen. Die männlichen sind hellgrün und bestehen aus einem

napfartig vertieften Kelch, der an seiner ganzen Innenwand kleine Nektartröpfchen absondert und seine 5 Zipfel so weit nach hinten zurückschlägt, daß die obere Schaufläche nur einen Durchmesser von etwa 4 mm zeigt, 5 kurzen, auf dem Kelchsaum zwischen dessen Zipfeln eingefügten Staubblättern, deren Antheren sich ringsum mit gelbem Pollen bedecken, und einem minimalen Pistillrudiment im Grunde des Kelches. Die weiblichen Blüten haben dieselbe Größe, aber einen mehr gelblichgrünen Kelch mit aufgerichteten Zipfeln und ein Pistill, dessen Fruchtknoten das Innere der Kelchröhre ausfüllt und einen dreispaltigen Griffel mit endständigen Narben trägt; die 5 verkümmerten Staubblätter sind deutlich erkennbar. Der Nektar wird hier nicht vom Kelch, sondern von der ganzen Oberfläche des rotbraunen, glänzenden Fruchtknotens abgesondert. Als Besucher der Blüten ist bis jetzt nur eine Erdbienenart mit kurzem Rüssel, *Anthrena Schmiedeknechtii*, beobachtet worden.

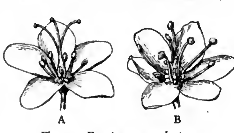


Fig. 42. *Fagopyrum esculentum.*
A langgrifflige Form, B kurzgrifflige Form mit sechs statt der gewöhnlichen fünf Blütenhüllblätter. 6fach vergr.

Endlich findet sich bereits unter den einfach aufgebauten Blumen dieser Klasse die als Dimorphismus bezeichnete Formverschiedenheit der Blüten verschiedener Pflanzenstöcke derselben Spezies, die den Eintritt oder wenigstens die Wirksamkeit der Bestäubung innerhalb derselben Form hindert und die Kreuzung nicht nur verschiedener Stöcke, sondern der beiden verschiedenen Formen begünstigt. Es ist der Buchweizen (*Fagopyrum esculentum*), der ebenso wie eine Art der nahe verwandten Gattung *Polygonum* (*P. amphibium*), diese Einrichtung, und zwar als Heterostylie, zeigt. Die Blumen des Buchweizens (Fig. 42) besitzen im

ausgebreiteten Zustand einen Durchmesser von etwa 5 mm, sind aber in großer Anzahl zu recht augenfälligen, doldenrispigen Blütenständen von weißer oder hellroter Farbe zusammengestellt und locken überdies durch ihren Honigduft und den reichlichen Gehalt an leicht zugänglichem Nektar eine große Menge von Fliegen, Immen und andern Hautflüglern, gelegentlich auch Schmetterlinge zum Besuche an. Die 5 oder 6 weißen oder rötlichen Blütenhüllblätter breiten sich ziemlich flach auseinander und umgeben 8 (oder 9) Staubblätter und einen in der Mitte stehenden 3griffeligen Stempel, um dessen Grund 8 (oder 9) gelbe warzenförmige und reichlich absondernde Nektarien stehen. Die Geschlechtsorgane sind gleichzeitig entwickelt, aber von verschiedener Länge, und zwar so, daß in den Blüten eines Teiles der Pflanzen die kurzen Griffel von den viel längeren Staubblättern überragt werden, bei den andern Pflanzen dagegen die Staubfäden so kurz sind, daß die Antheren unterhalb der auf verlängerten Griffeln sitzenden Narben zu stehen kommen. Man unterscheidet demnach langgriffelige und kurzgriffelige Blüten und Pflanzen; die langen männlichen und weiblichen Organe sind reichlich 3, die kurzen nicht ganz 2 mm lang. Drei von den Staubblättern stehen nahe um das Pistill aufgerichtet, wenden aber die aufgesprungene und mit weißem Pollen bedeckte Seite nach außen, die übrigen kehren die mit Pollen behaftete Fläche nach innen, spreizen sich aber weiter vom Pistill ab; deshalb beladen sich zum Nektar vordringende Insekten auf beiden Seiten ihres Körpers mit Blütenstaub. In den langgriffeligen Blüten streifen die Besucher die Antheren meist mit dem Kopf, in den kurzgriffeligen mit dem Bruststück, und indem bei fortgesetztem Blütenbesuch die entsprechend hoch stehenden Narben mit denselben Körperstellen in Berührung kommen müssen, also in den langgriffeligen Blüten mit Pollen aus kurzgriffeligen und umgekehrt, so vollziehen die Insekten zahlreiche Kreuzungen der beiden Formen, ohne daß natürlich Bestäubungen zwischen den gleichen Formen oder Selbstbestäubungen

ausgeschlossen wären. Indessen deutet bereits die Tatsache, daß die Pollenkörner der kurzgriffeligen Form größer sind als die der langgriffeligen, darauf hin, daß nur die Kreuzungen zwischen Geschlechtsorganen gleicher Höhe, von Darwin legitime Bestäubungen genannt, von Wirksamkeit sind; denn die Pollenkörner kurzgriffeliger Blüten zeigen dadurch ihre Bestimmung, auf die Narben langgriffeliger übertragen zu werden, wo die Pollenschläuche einen längeren Weg bis zu den Samenanlagen zurückzulegen und also mehr Baustoffe nötig haben. Exakte Versuche haben denn auch erwiesen, daß fast allein die legitimen Bestäubungen zu Fruchtbarkeit führen, alle andern, die sog. illegitimen Bestäubungen, aber entweder, wie die illegitimen Fremdbestäubungen, von sehr geringem, oder, wie die Selbstbestäubungen, von gar keinem Erfolg hinsichtlich der Samenbildung sind. Ähnliche Verhältnisse werden wir bei andern, später noch zu besprechenden heterostylen Pflanzen kennen lernen. Beim Buchweizen ist erfolgreiche Fremdbestäubung durch den regen Insektenbesuch in so hohem Grade gesichert, daß sich die ersten Anfänge zu einer Trennung der Geschlechter in den Blüten ausbilden konnten: es sind gynomonözische, vereinzelt auch andromonözische Pflanzen, selten einzelne Individuen mit lauter weiblichen oder lauter männlichen Blüten, also Gynodiözie und Androdiözie, beobachtet worden.

KAPITEL VIII.

BLUMEN MIT TEILWEISE VERBORGENEM NEKTAR (A B).

Zu dieser Klasse vereinigt man Blumen, in denen der Nektar zwar auch noch in geringer Tiefe dargeboten, aber durch Haare, Schuppen oder andere Blütenteile verdeckt, oder in Vertiefungen so versteckt und geborgen liegt, daß er von außen nicht ohne weiteres und nur unter besonders günstigen Umständen erblickt werden kann. Die Blumen sind in der Regel, wie die der vorhergehenden Klasse, aktinomorph gebaut, ohne Saftmale oder mit auf der Krone gleichmäßig verteilten Strichen oder leichten Farbenkontrasten. Die vorherrschenden Farben sind ein intensives Gelb und Weiß, während das in der vorigen Blumenklasse häufige schmutzige Gelbgrün kaum vorkommt, Rosa und Dunkelrot selten ist. Besucht werden die weißen Blumen dieser Klasse hauptsächlich von Fliegen, die gelben außerdem auch von kurzrüsseligen Immen; vielen kurzrüsseligen Insekten, denen der wenig tief gelegene Nektar sehr wohl zugänglich wäre, entgeht er, weil er nicht unmittelbar sichtbar ist, und so werden hier bereits zahlreiche an die Gewinnung von Blumennahrung nicht besonders angepaßte Insekten vom Nektargenuß ausgeschlossen.

Die wesentlichsten Merkmale der Blumenklasse *AB* lassen sich an den Blüten der Weiden (*Salix*) erkennen, obwohl sie zu den einfachsten aller Blumen gehören. Denn die einzelne Blüte, die keinerlei Blütenhülle besitzt und eingeschlechtig ist, besteht in der Hauptsache aus nichts als den sehr wenig zahlreichen männlichen oder weiblichen Geschlechtsorganen. Aber von den anemogamen, ganz ähnlich gebauten Blüten der verwandten Pappeln (*Populus*) unterscheiden sich die Weidenblüten durch Nektargehalt, zusammenballenden Pollen, geringe Größe und Klebrigkeit der Narben, also eben durch

die charakteristischen Merkmale der Entomogamen. Als Nektarium (Fig. 43) dient ein kleines, im Grunde

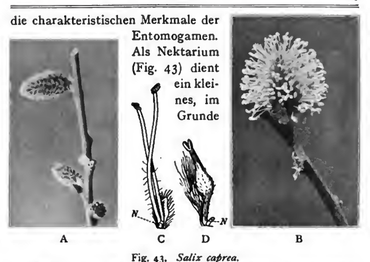


Fig. 43. *Salix caprea.*
A weibliches, B männliches Kätzchen in nat. Gr. C männliche, D weibliche Einzelblüte mit Nektarium *N* und Deckblatt. 4fach vergr.

der Blüte an deren Hinterseite stehendes Zäpfchen oder Wärzchen, dem sich bei vielen Arten ein zweites, vorn sitzendes zugesellt. Die weibliche Blüte besteht außerdem aus einem Pistill mit kurzem Griffel und 2- oder 4lappiger Narbe, die männliche aus 1—8 Staubblättern, die auf einem langen und dünnen Filament eine rundliche, mit Längsspalten sich öffnende Anthere tragen. Diese Blüten sind zu den bekannten männlichen und weiblichen Kätzchen vereinigt, die in zweihäusiger Verteilung im Frühjahr an den Weiden zum Vorschein kommen und dann bei günstiger Witterung von einer großen Menge der verschiedenartigsten Insekten, namentlich auch Honigbienen umschwärmt werden. Ein Kätzchen ist an seiner dünnen Spindel mit sehr zahlreichen, spiralig angeordneten, bei den einzelnen Arten verschieden gestalteten und gefärbten kleinen Schuppenblättern besetzt, deren jedes in seiner Achsel eine Blüte trägt; die den Nektar reichlich absondernden Zäpfchen sind zwischen Kätzchenspindel, Schuppenblatt und Geschlechtsorganen versteckt. Trotz der Unscheinbarkeit einer Einzel-

blüte sind die Kätzchen sehr augenfällig, dies um so mehr, wenn sie sich im zeitigen Frühjahr vor Ausbruch der Blätter entwickeln; da sie außerdem einen angenehmen Duft entsenden und zu einer Jahreszeit blühen, wo cs noch nicht viele Blumen gibt, so ist der reichliche Besuch begreiflich, der ihnen zuteil wird und die trotz der Verteilung der Geschlechter auf verschiedene Individuen nicht ausbleibende Befruchtung; mehr als die Hälfte der Besucher sind der Artenzahl nach Immen, auf sie folgen die Fliegen, vereinzelt finden sich auch Falter und Käfer ein. Wegen der größeren Zahl, Länge und Färbung ihrer Staubblätter sind die männlichen Kätzchen auffallender als die weiblichen, deshalb werden von neu ankommenden Insekten im allgemeinen zuerst die männlichen Weiden besucht und die später beflogenen weiblichen Kätzchen mit dem nötigen Pollen versehen; außer reichlichen Fremdbestäubungen können infolgedessen bei geselligem Vorkommen verschiedener Weidenarten sehr leicht auch Bastardbestäubungen erfolgen. So erklärt sich die gerade in dieser Pflanzengattung so häufige Entstehung von Mischlingen.

Zahlreich sind die Blumen mit teilweise verborgenem Nektar in der artenreichen Familie der *Rosaceen*, bei der die charakteristische im Blütengrund stehende Scheibe, auf der Staubblätter und Kronblätter eingefügt sind, gewöhnlich als Nektarium und Safthalter ausgebildet ist. So bei der Gattung *Potentilla* (Fingerkraut) und unsern Kern- und Steinobstbäumen.

Recht einfache Blütenverhältnisse zeigen die meist goldgelb oder weiß gefärbten Blumen der *Potentilla*-Arten, die meist homogam, seltener schwach dichogam sind. Die 5 goldgelben Kronblätter von *P. reptans* (Fig. 44) breiten sich zu einer flachen Schale von etwa 2 cm Durchmesser auseinander, in deren Mitte eine große Anzahl kleiner Pistille ein Köpfchen bildet, aus welchem die an der Spitze in eine Narbe ausgehenden Griffel emporstarren. Im Umkreise dieses Köpfchens liegt die erwähnte dickliche Scheibe, welche eine dünne Nektarschicht aussondert und außerdem zahlreiche von den weiblichen Organen hinweg nach außen gebogene Staubblätter trägt. Der Nektar

wird durch sie und durch die am weitesten außen stehenden Pistille verdeckt und zugleich in der nach oben geöffneten Blüte vor Regen geschützt. Die Besucher, die meist zu den Immen gehören, bewirken, je nachdem sie in der Mitte auf dem Pistillköpfchen oder am Rande an den Staubblättern anfliegen, Fremdbestäubung oder daneben auch Selbstbestäubung. Da sich die Blumen bei trüber Witterung nicht vollständig ausbreiten und bei Nacht schließen, so kann bei ausbleibendem Insektenbesuch durch Herüberbiegen der Staubblätter gegen die Narben sehr leicht spontane Autogamie stattfinden.



Fig. 44. *Potentilla reptans*, Blüte von oben. 4fach vergr.

Die Blüten der Stein- und Kernobstbäume zeigen einen ähnlichen Bau, aber eine mehr oder weniger stark ausgeprägte Protogynie. Sehr schön ist sie z. B. an den Blüten des Birnbaumes (*Pirus communis*, Fig. 45) zu sehen. Jede Blüte bleibt hier 7—8 Tage lang geöffnet, bis sie verwelkt, und befindet sich je nach der Witterung in der Regel während der ersten 2—4 Tage in einem weiblichen Zustand, in dem eine Befruchtung nur durch Übertragung von Pollen aus einer älteren Blüte möglich ist. In Größe und Form, auch in der Länge und gegenseitigen Stellung der Geschlechtsorgane zeigen die Blüten der verschiedenen Birnsorten viele Unterschiede; so sind sie bisweilen, indem die

5 weißen Kronblätter schräg aufwärts stehen, glockig gewölbt mit einem Durchmesser von 15—25 mm, indessen bei andern Sorten die Krone sich auf einen Durchmesser von 42—48 mm flach ausbreitet. Wenn die unangenehm duftenden Blumen sich öffnen, so stehen die 5 Griffel in ihrer Mitte ziemlich aufrecht



Fig. 45. *Pirus communis.*
A Junge Blüte im weiblichen Zustand etwas schräg von oben. 4fach vergr.

nebeneinander und tragen bereits ausgebildete Narben; alle 20 Staubfäden sind jetzt so nach innen gebogen, daß ihre noch geschlossenen und purpurroten Antheren in der Blütenmitte beisammen liegen und von den Griffeln überragt werden. Sie versperren auch den Zugang zum Nektar, der in dem vertieften Blütengrunde in der Umgebung der Griffel ausgeschieden und beherbergt wird. Besuchende Insekten, z. B. die in großer Anzahl sich einfindenden Honigbienen, können sich am be-

quemsten mitten in der Blume niederlassen und vollziehen reichliche Fremdbestäubungen, indem sie den aus andern Birnblüten mitgebrachten Pollen auf den Narben absetzen. Allmählich beginnen nun die äußersten Staubfäden sich gerade zu strecken, richten sich auf, spreizen sich nach außen ab und öffnen dann ihre Antheren; denselben Vorgang machen nach und nach die weiter innen stehenden Staubblätter durch, und nach dem Aufspringen aller Antheren, die dabei zusammenschrumpfen und sich schwärzen, bisweilen auch schon etwas früher, fallen die Kronblätter von der Blume ab. Beim Verblühen behalten die Staubblätter ihre nach außen gespreizte Stellung bei, aber die Griffel biegen sich allmählich so weit auseinander, daß ihre Narben, die bis zum Ende des Blühens frisch bleiben, mit den verwelkten Antheren in Berührung kommen und sich mit Pollen behaften können, wenn dort noch solcher vorhanden ist. Bei verschiedenen Birnensorten ist die Länge der Griffel wechselnd, so daß ihre Narben in verschiedenen Höhen oberhalb der Antheren stehen, manchmal auch gleich hoch oder selbst tiefer, und hierdurch wird die Wahrscheinlichkeit einer spontanen Autogamie bald geringer, bald größer.

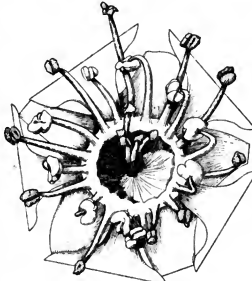


Fig. 45. *Pirus communis.*
B mittlerer Teil der Blüte im späteren zwitterigen Zustand. 4fach vergr.

Die Wirkung derselben in bezug auf die Fruchtbildung zeigt bei den einzelnen Sorten ebenfalls große Unterschiede: während manche Sorten zu einer vollkommenen Ausbildung der Früchte die Kreuzung mit einer andern Sorte verlangen, sind andere in sich selbst, oft sogar nach Selbstbestäubung, durchaus fruchtbar. Ja, in einigen Fällen hat man beobachtet, daß sich gute Früchte, deren Samen aber fehlschlagen, selbst ohne jede Bestäubung entwickeln können — eine Erscheinung, die wir bereits am Weinstock kennen gelernt haben und die auch noch bei andern kultivierten Obstpflanzen bisweilen vorkommt und als Jungfernfrüchtigkeit (Parthenokarpie) bezeichnet wird. Ein Vermögen, sich wiederholt zu öffnen und zu schließen, besitzen die Blüten der Birnen (und übrigen Obstbäume) nicht, daher sind sie bei regnerischer Witterung infolge ihrer aufwärts gerichteten Stellung den Unbilden des Wetters schutzlos preisgegeben; doch verdirbt der Regen, wenn er nicht zu lange anhält, die Befruchtungsorgane nicht, sondern nach dem Abtrocknen pflegen die Büten wieder vollständig in den normalen Zustand zurückzukehren. Die Blüten der Apfelbäume (*Pirus malus*) besitzen eine ganz ähnliche Bestäubungseinrichtung wie die Birnen und verhalten sich auch hinsichtlich der Folgen der Fremd- und Selbstbestäubung und in der Fähigkeit zur Hervorbringung von Jungfernfrüchten ebenso.

Ein interessantes und leicht zugängliches Beispiel von „Pleogamie“ bietet die mit den Äpfeln und Birnen nahe verwandte und im Blütenbau mit ihnen sehr übereinstimmende Japanische Quitte (*Cydonia japonica*), ein wegen seiner prächtigen, im Mai sehr reichlich erscheinenden Blüten bei uns überall gezogener Zierstrauch. Von ihm ist zwar bisher nur das Vorkommen männlicher Blüten auf im übrigen zwittrigen Sträuchern beschrieben worden, aber bei Durchmusterung einer größeren Anzahl von blühenden Exemplaren wird man sich unschwer von einer sehr weit gehenden Veränderlichkeit der Geschlechtseinrichtung überzeugen, die zugleich mit einer großen Variabilität der Blütenausmaße

verbunden ist. Als typische Blütenform darf man die zwittrige ansehen, die seltener ausschließlich, meistens mit untermischten männlichen oder weiblichen Blüten auf demselben Strauch vorkommt. Die Zwitterblüten sind groß und ansehnlich; ihre meist scharlachrot gefärbten, aber auch ebenso wie bei den anderen Blütenformen hellrot, weiß oder rot und weiß gemischt vorkommenden 5 Kronblätter sind ca. 28 mm lang und breit und legen sich zu einer Schaufläche von reichlich 50 mm Durchmesser weit auseinander. Der unterständige Fruchtknoten ist ungefähr 6 mm lang und ebenso dick, auf ihm steht eine ca. 6 mm lange, in 5 Zipfel ausgehende Kelchröhre, in deren Grund Nektartröpfchen ausgesondert werden, und an deren Innenfläche zahlreiche, etwa 15 mm lange Staubblätter in mehreren Kreisen übereinander eingefügt sind. Deren gelbe Antheren öffnen sich von außen nach innen fortschreitend, ehe die Narben geschlechtsreif geworden sind, welche sich am Ende der 5 im unteren Teil miteinander zusammengewachsenen Griffel ausbilden, sich später mit glänzender Narbenflüssigkeit bedecken und langlebig sind. Die Länge der Griffel ist schwankend, deshalb überragen die Narben häufig die Antheren um etwa 5 mm, bisweilen stehen sie aber nur wenig über ihnen, manchmal in gleicher Höhe, manchmal sogar tiefer. So bilden sich Übergänge zu den männlichen Blüten aus, die in sehr mannigfaltiger Form zur Entwicklung kommen. Oft zeigen ihre Kronen fast die gleiche Größe wie bei den Zwitterblüten, und der Fruchtknoten unterscheidet sich nur durch größere Schlankheit und durch die geringe Größe der in seinen Fächern vorhandenen Samenanlagen von einem normalen; dagegen sind die Griffel, die in den typischen Zwitterblüten eine Länge von reichlich 20 mm haben, hier nur 4—6 mm lang und ihre Narben verkümmert. Die Kelchröhre ist auf 8—9 mm verlängert und scheidet an ihrem Grunde so viel Nektar aus, daß er einige mm in die Höhe steigt. Häufig zeigen die männlichen Blüten eine Verkleinerung aller Organe: die Länge der Kronblätter geht auf 15,

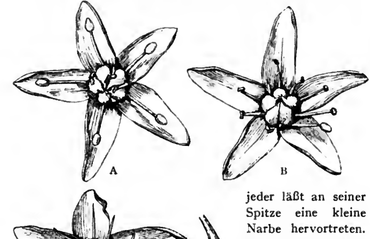
13 und 12 mm, ihre Breite auf 13, 11 und 8 mm herab, und auch die Staubblätter können sich auf 5—8 mm verkürzen; am auffallendsten ist aber die Verkümmerung des weiblichen Organes in diesen Blüten. Die Länge der Griffel sinkt auf 2 und selbst 1 mm herab, der Fruchtknoten ist nur noch 3, 2 oder 1 mm lang, und in seinem Innern schlagen zuerst die Samenanlagen fehl, schließlich werden sogar die Fächer unkenntlich. Auch die weiblichen Blüten können äußerlich große Ähnlichkeit mit Zwitterblüten zeigen. Besonders auf gynomonözischen Sträuchern sind ihre Kronen nur wenig verkleinert, aber der verhältnismäßig kräftige, ca. 6 mm lange und 5 mm dicke Fruchtknoten fällt an ihnen ebenso auf, wie die Reduktion der Staubblätter, deren Antheren sich nicht öffnen, mehr und mehr verkümmern und schließlich ganz fehlschlagen; diese Staubblätter sind bisweilen noch 5—10, oft aber nur 3 oder 2 mm lang oder noch kürzer, und auch die Kelchröhre ist nur 3 mm lang, während die Länge der Griffel 12—17 mm beträgt. Auf rein weiblichen Sträuchern geht die Reduktion aller andern Blütenorgane als der weiblichen noch weiter; hier werden die Fruchtknoten 6—9 mm, die oft nach einer Seite gebogenen Griffel 12 mm lang, aber die nur 10—11 mm langen Kronblätter breiten sich wenig auseinander und auf der 2 mm langen Kelchröhre sind Staubblattrudimente eingefügt, deren Länge 1,5 bis weniger als 1 mm beträgt. Nektarabsonderung findet in den weiblichen Blüten nicht statt; vermutlich ist sie entbehrlich, weil die Insekten, welche in den zwittrigen und männlichen Blüten reichlichen Nektar finden, sich nicht davon abhalten lassen, auch in den ähnlichen weiblichen danach zu suchen und sie ohne Entschädigung zu befruchten. Verschiedene Bienen und Hummelarten finden sich bei uns reichlich auf den Blüten ein, ihre Bestäubungstätigkeit ist aber nur von Erfolg, wenn sie verschiedene Stöcke miteinander kreuzen.

Die ihrem Bau nach geschilderten verschiedenen Blütenformen der Japanischen Quitte kommen in sehr mannig-

fachen Kombinationen miteinander vor. Neben Sträuchern mit lauter Zwitterblüten finden sich vorwiegend zwittrige entweder mit vereinzelten männlichen oder mit vereinzelten weiblichen Blüten, ferner überwiegend männliche oder weibliche Sträucher mit eingemischten Zwitterblüten, endlich rein männliche und rein weibliche Sträucher; nur Exemplare mit allen 3 Blütenformen wurden noch nicht beobachtet. Diese wechselnde Verteilung zwittriger und eingeschlechtiger Blüten auf verschiedenen Individuen derselben Spezies wird als „Pleogamie" bezeichnet.

Die entgegengesetzte Form der Dichogamie wie bei der Gattung *Pirus*, nämlich die Protandrie, führt bei zahlreichen andern Blumen mit teilweise verborgenem Nektar die Allogamie herbei. So z. B. bei den Fettkrautgewächsen (*Crassulaceen*), deren bekannteste Vertreter die bei uns einheimischen Gattungen *Sedum* und *Sempervivum* sind. Unter den *Sedum*-Arten ist die Protandrie in verschiedener Stärke ausgeprägt, bei *S. album* (Fig. 46) so, daß Selbstbestäubung überhaupt kaum möglich ist. Die 5 weißen Kronblätter dieser Art breiten sich nach dem Aufblühen alsbald zu einem Stern von 9—10 mm Durchmesser flach auseinander, die Vereinigung zahlreicher Blumen zu reichblütigen Trugdolden macht sie trotz ihrer geringen Größe hinreichend augenfällig und führt ihnen als Besucher kurzrüsselige Insekten verschiedener Ordnungen zu, welche den von 5 gelben, außen vor der Basis der 5 Pistille stehenden Schüppchen an deren Innenseite ausgesonderten Nektar ausbeuten. Nach der völligen Ausbreitung der Krone liegen die zehn Staubblätter weit auseinander gespreizt, bald aber erheben sich die 5 äußeren, vor den Kelchblättern stehenden einzeln nacheinander, ihre dunkelroten Antheren platzen auf und bedecken sich ringsum mit goldgelbem Pollen, worauf sie bald abfallen. In derselben Weise entwickeln sich nachher die 5 inneren Staubblätter. Währenddem stehen in der Mitte der Blüte die weißen Pistille dicht aneinander geschmiegt mit kurzen, zusammengeneigten Griffeln, an denen sich noch

keine Spur von Narben zeigt; erst nachdem alle 10 Staubblätter abgeblüht und ihre Staubfäden sich nach außen zurückgelegt haben, lockern sich die Pistille voneinander, ihre Griffel verlängern sich, spreizen sich auseinander, und



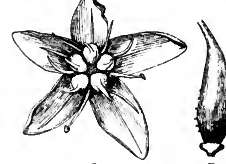


Fig. 46. *Sedum album.*

A junge Blüte am Beginn des männlichen Zustandes, die Antheren der äußeren Staubblätter geöffnet. B ältere, noch im männlichen Zustand befindliche Blüte. C alte Blüte im weiblichen Zustand. D ein Fruchtknoten mit davor stehendem Nektarium. 6fach vergr.

jeder läßt an seiner Spitze eine kleine Narbe hervortreten. Da die Narben sich jetzt an derselben Stelle in der Blume befinden, wo in den früheren Stadien der Pollen dargeboten wurde, so kommen die Besucher alter Blüten mit ihnen an demselben Körperteil in Berührung, der in jüngeren Blüten mit Pollen beladen worden ist.

Sehr ähnlich ist die Bestäubungseinrichtung bei den Arten der als *Alsineen* bezeichneten Unterfamilie der Nelkenblütigen (*Caryophyllaceae*), bei denen die Blumen eine geringe Tiefe besitzen und die Kronblätter sich weit auseinander breiten

können, weil die nicht miteinander verwachsenen Kelchblätter sie nicht daran hindern. Wie die in Fig. 47 abgebildete Blüte von *Alsine verna* zeigt, sind auch hier 5 Kelchblätter, 5 (bei den meisten Arten rein weiße) Kronblätter und 10 in 2 Kreisen angeordnete Staubblätter vorhanden; die Mitte der Blüte nimmt aber ein einziger Stempel ein, der auf seiner Spitze mehrere, bei der Gattung *Alsine* drei Griffel trägt, und die Nektarien stellen hier 5 gelbe, fleischige Anschwellungen um die Basen der 5 äußeren Staubblätter dar, deren Nektar sich in den darunter stehenden, beckenartig vertieften Kelchblättern ansammelt. Zuerst spreizen sich bei *Alsine verna* nach dem Aufgehen der Blüte rasch alle 10 Staubblätter gleichzeitig weit nach außen und lassen, während die Filamente eine Drehung ausführen, ihre Antheren aufspringen; bald nachher richten sich die 5 äußeren Staubblätter gegen die Blütenmitte auf und ihnen folgen, sich weniger weit gegen die Blütenmitte stellend, die inneren. Nach einiger Zeit erfolgt eine zweite Auswärtsbewegung der Staubblätter, die von den äußeren etwas früher und energischer ausgeführt wird, und schließlich richten sich alle Staubblätter vor dem Verblühen noch einmal auf. Die 3 Griffel stehen in der jungen Blüte aufrecht dicht beisammen mit nach innen geneigten Enden und behalten diese Lage ungefähr bis zu der zweiten Auswärtsbewegung der Staubblätter, dann spreizen sie sich auseinander, krümmen sich an den Enden bogenförmig und entwickeln nun Längsreihen von Narbenpapillen. Die Blumen der in den Alpen heimischen *Alsine verna* werden von Insekten, namentlich Fliegen, so ausgiebig besucht,

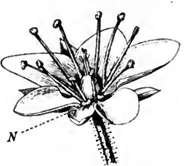


Fig. 47. *Alsine verna.*
Blüte schräg von oben gesehen, im ersten, männlichen Zustand; alle Antheren geöffnet, die drei Griffel zusammengelegt und narbenlos, zwei Nektarien *N* sichtbar. 7fach vergr.

daß sie die Autogamie fast ganz aufgegeben haben; in Grönland dagegen, wo nur wenig Blumeninsekten vorhanden sind, ist die Protandrie derselben Pflanze so schwach, daß Selbstbestäubung leicht eintreten kann. Bei vielen *Alsineen* mit ähnlicher Blüteneinrichtung ist das Auftreten von weiblichen, etwas kleineren Blüten mit Staubblattrudimenten beobachtet worden, die gynomonözisch oder gynodiözisch verteilt sind und natürlich nur durch Fremdbestäubung befruchtet werden können.

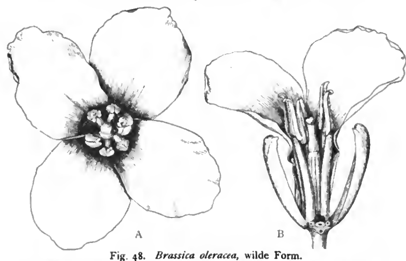


Fig. 48. *Brassica oleracea*, wilde Form.
A Blüte von oben, B von der Seite nach Wegnahme eines Kelchblattes, zweier Kronblätter und eines der beiden kürzeren Staubblätter; vorn im Grunde ein dunkles Nektarium. 3fach vergr.

Auch die Mehrzahl der Kreuzblütler (*Cruciferae*), besonders die weiß oder gelb blühenden, besitzt Blüten, die in die Blumenklasse *AB* gehören; Dichogamie, und zwar Protogynie, ist bei ihnen aber nur in geringem Grade oder gar nicht vorhanden. Der Blütenbau der zahlreichen Arten der Kreuzblütler ist in hohem Maße gleichartig (Fig. 48): mit 2 übers Kreuz gestellten Paaren von Kelchblättern wechseln 4 ebenso angeordnete Kronblätter ab, deren untere verschmälerte Teile, die sog. Nägel, aufrecht stehen, während die breiteren oberen Flächen, die Platten,

sich ausbreiten und die Schaufläche der Blume bilden; vor den äußeren Kelchblättern stehen 2 kürzere, vor den inneren 2 Paare längerer Staubblätter, in der Mitte der Blüte der Fruchtknoten mit einem Griffel an seiner Spitze und einer Narbe an dessen Ende. Im Blütengrunde findet man an den Basen der Staubfäden dunkelgrün gefärbte, warzenartige Nektarien in höchst mannigfaltiger Ausbildung, und der von ihnen erzeugte Nektar bleibt entweder auf ihnen hängen, oder er verteilt sich im Blütengrunde, oder er sammelt sich im vertieften Grunde der Kelchblätter an. Die den Nektar aufsuchenden Insekten sind demnach gezwungen, ihren Kopf so tief in die Blüte einzuführen, daß sie mit ihren Mundteilen den Blütengrund erreichen. Vom seitlichen Zusammenschluß und der Länge der Kelchblätter und der Kronblattnägel hängt die Tiefe ab, in welcher der Nektar geborgen ist, und hiervon wieder die Zugehörigkeit der Arten zur Klasse *AB* oder einer andern (z. B. auch *A*, *B* und *F*). Teilweise verborgen ist der Nektar in fast allen kleineren *Cruciferen*-Blüten und auch in solchen größeren, in denen seitliches Abspreizen der Kelchblätter den Besuchern eine seitliche Gewinnung des Nektars gestattet. Das ist z. B. bei den in Fig. 49 abgebildeten Blüten des Kohles (*Brassica oleracea*) der Fall. Die hellgelben Blumen, die besonders von Honigbienen besucht werden, sind gleich vielen anderen der Familie schwach protogynisch, indem sogleich, wenn beim Aufgehen der Blüte die Kronblätter sich an ihrer Spitze auseinanderschieben, die geschlechtsreife Narbe sichtbar und zugänglich wird, die Antheren aber erst aufzuspringen beginnen, nachdem die Krone sich ausgebreitet hat. Die Staubbeutel wenden bei allen *Cruciferen* ihre geöffnete und mit Pollen bedeckte Seite ursprünglich nach innen, und diejenigen der beiden kurzen Staubblätter, die unterhalb der Narbe zu stehen und seitlich vom Pistill abgespreizt zu sein pflegen, behalten diese Stellung auch bei. An den 4 längeren Staubblättern aber, deren Antheren in gleicher Höhe mit der Narbe oder höher stehen und ihr sehr genähert sind, führen

die Staubbeutel sehr häufig Drehungen aus, durch die ihre mit Pollen bedeckte Fläche nach oben, nach der Seite oder nach außen gewendet wird, und die den Eindruck machen, als suchten sich die Antheren der drohenden Berührung mit der eigenen Narbe und der Autogamie zu entziehen. Je nachdem solche Bewegungen stattfinden oder unterbleiben, kann spontane Selbstbestäubung erschwert, begünstigt oder unvermeidlich werden, und eine Untersuchung der einzelnen Fälle lehrt, daß diese verschiedenen Möglichkeiten im Zusammenhange mit der größeren oder geringeren Reichlichkeit des Insektenbesuches verwirklicht sind, also dem Bedürfnis der Pflanzen entsprechen.

Schließlich möge von den zahlreichen dieser Blumenklasse angehörigen Bestäubungseinrichtungen noch die der *Berberis*-Arten Erwähnung finden, die auf einer schon lange bekannten und in ihren Einzelheiten und Ursachen vielfach untersuchten Reizbarkeit der Staubfäden gegen Berührung beruht. Die goldgelben Blüten des Sauerdornes (*Berberis vulgaris*, Fig. 49) bilden im Frühjahr hübsche hängende Trauben an den bei uns einheimischen und auch oft angepflanzten Sträuchern; sie haben eine horizontale oder schräg abwärts gerichtete Lage, so daß ihre inneren Teile vor Regen durch die muschelförmigen, an der Spitze nach innen gebogenen, goldgelben Blätter der Blütenhülle geschützt sind, die aus 6 Kronblättern und 6 ihnen ähnlichen Kelchblättern besteht. Jedes Kronblatt trägt an seinem Grunde 2 dicht nebeneinanderliegende, dicke orangegelbe Anschwellungen, die als Nektarien fungieren. Vor den Kronblättern stehen 6 Staubblätter, deren Filamente im ungereizten Zustand sich bogig der Innenfläche der Kronblätter anschmiegen und so dicht auf den Nektardrüsen aufliegen, daß der von diesen ausgeschiedene Nektar sich in den Winkeln zwischen der Innenseite des Staubfadengrundes und dem in der Blütenmitte aufgerichtet stehenden, zylindrischen Fruchtknoten ansammelt. Dessen Scheitel ist von einer etwas vorspringenden Scheibe gekrönt, deren obere Fläche die Narbe darstellt. Beim Aufgehen der Blüte werden sogleich

die beiderlei Geschlechtsorgane funktionsfähig, die Staubblätter, indem sich die Außenwände der beiden Antherenhälften ringsum so weit vom Mittelband ablösen, daß sie nur am oberen Ende mit ihm verbunden bleiben: sie schlagen sich nun als 2 Klappen, die den Pollen fast vollständig auf ihrer Innenseite mit sich nehmen, nach aufwärts und drehen sich dabei so herum, daß die mit Pollen bedeckte Fläche sich

Fig. 49. *Berberis vulgaris.*

A Blüte von oben gesehen, alle Staubblätter nach außen gelegt. B Blüte von der Seite nach Wegnahme eines Kelchblattes und dreier Kronblätter; Staubblätter nach der Reizung in einer mittleren Stellung. C Pistill und ein nach der Reizung ihm genähertes Staubblatt. D und E Staubblatt mit geschlossener Anthere von innen und von der Seite; F Staubblatt mit geöffneter Anthere von innen. G Kronblatt mit zwei Nektardrüsen. 6fach vergr.

nach innen gegen das Pistill wendet. Die Blüten erhalten zahlreichen Besuch von Immen, namentlich Honigbienen, ferner von Wespen und Fliegen; sie alle saugen Nektar, senken dabei den Kopf in den Blütengrund und müssen mit dem Rüssel oder den Füßen die Staubfäden berühren und dadurch reizen. Für den Berührungsreiz empfindlich ist die ganze Innenseite des Filamentes mit Ausnahme der

untersten Partie, und zwar sind die Epidermiszellen dieser Gegend als papillenförmige Sinneszellen ausgebildet, welche den Reiz aufnehmen und in das tiefer liegende Gewebe fortleiten, dessen Volumenveränderung eine rasche Bewegung der Staubfäden bewirkt. Diese schnellen, sobald sie auf der reizbaren Strecke von einem Insekt berührt worden sind, aus ihrer ursprünglichen Lage hervor gegen die Blütenmitte und schlagen dabei mit den pollenbeladenen Antheren gegen den Körperteil des Insektes, der sich zwischen Staubbeutel und Narbe befindet; in der Regel ist es der Kopf oder der Rüssel des Besuchers, der getroffen und mit Pollen beladen wird. Das so unvermutet durch den Schlag erschreckte und in seiner Beschäftigung gestörte Tier verläßt gewöhnlich, solange ihm der Vorgang noch neu ist, die tückische Blüte, um aber alsbald wieder in einer andern sein Glück zu versuchen und sich am Ende an die ungefährlichen Backenstreiche zu gewöhnen. So belädt es sich allmählich auf beiden Seiten des Kopfes mit einem Pollenvorrat, von dem es einzelne Portionen in neu besuchten Blüten beim Anfliegen auf der Narbenfläche absetzt und also zu Fremdbestäubungen verwendet. Wenn die Antheren nach der Reizung den Insektenkörper verfehlen, so treffen sie auf den Rand der Narbenscheibe und setzen den Pollen hier ab; dieser Rand ist mit steifen, klebrigen Haaren besetzt, welche die Pollenkörner, die hier nicht keimen, festhalten, bis sie von Insekten gelegentlich abgeholt werden. Auf die eigentliche Narbe gelangt Pollen infolge der Bewegung der Staubblätter nur ausnahmsweise, aber wenn die Blume keinen Besuch erhalten hat und deshalb der Pollen von den Antheren nicht entfernt worden ist, so kann beim Verwelken der Blüte noch spontane Selbstbestäubung dadurch eintreten, daß die Antheren sich nach innen einkrümmen und mit der Narbe in Berührung kommen.

KAPITEL IX.

BLUMEN MIT VOLLSTÄNDIG GEBORGENEM NEKTAR (B).

Diese Blumenklasse ist noch umfangreicher als die vorhergehende, auch wenn man die Klasse *B'* davon abzweigt, und obgleich zu ihr nur diejenigen Blumen mit tiefer Nektarbergung gerechnet werden, die besondere Anpassungen an eine begrenzte Besucherkategorie noch nicht zeigen. Indessen ist durch die erschwerte Zugänglichkeit des Nektars hier eine bedeutende Beschränkung des Besuches von kurzrüsseligen Insekten eingetreten, so daß die Zahl der Immen- und Falterbesuche verhältnismäßig wächst. Rote und blaue Blumen überwiegen nun die weißen und gelben, und ebenso nehmen nach der Seite gerichtete, symmetrische Blumenformen, sowie solche mit glockig oder röhrig zusammenschließenden Hüllen zu im Verhältnis zu den offenen und aktinomorphen, und deutlich ausgebildete Saftmale pflegen vorhanden zu sein. Übergänge sowohl von der Klasse *AB* wie auch zu Dipteren-, Hymenopteren- und Falterblumen kommen vielfach vor.

In der Regel zeigen die Blumen dieser Gruppe deutliche Einrichtungen zur Herbeiführung von Allogamie, z. B. protandrische oder protogynische Dichogamie, nicht selten auch trotz gleichzeitiger Entwicklung der beiderlei Geschlechtsorgane Erschwerung der Autogamie durch die gegenseitige Lage von Narben und Antheren; doch kommen bei kleinen, wenig besuchten Blumen auch Fälle von häufiger und erfolgreicher Selbstbestäubung vor.

So verhält es sich z. B. bei den in den Alpen in zahlreichen Arten einheimischen Angehörigen der *Primulaceen*-Gattung

Androsace (Fig. 50). Deren verwachsenblättrige Krone, die bei vielen Arten milchweiß, bei andern rosenrot gefärbt ist, besitzt eine im Kelch steckende Röhre und einen in 5 gleiche Zipfel geteilten und flach ausgebreiteten Saum. Am oberen rundlichen Eingang ist die Röhre so verengt und durch die dicht darunter stehenden Geschlechtsorgane versperrt, daß der im Innern auf dem flachen Scheitel des Fruchtknotens abgesonderte Nektar überdacht und sowohl vor Regen geschützt, wie auch den Augen der Insekten entzogen wird; der Weg zu ihm wird aber durch ein den Schlund umziehendes Saftmal gewiesen, und die Besucher, Fliegen, Bienen und Schmetterlinge, führen

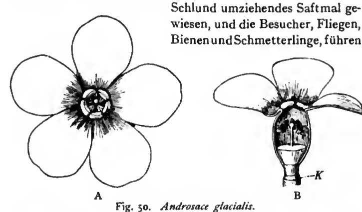


Fig. 50. *Androsace glacialis.*
A Blüte von oben, B im Längsschnitt nach Wegnahme des Kelches bei *K*. 6fach vergr.

den Rüssel so zwischen der Narbe und den nach innen geöffneten Antheren in die Blütenröhre ein, daß sie die Geschlechtsorgane mit entgegengesetzten Seiten des Rüssels streifen und bei wiederholten Besuchen vorzugsweise Fremdbestäubungen bewirken. Da aber die schräg nach innen geneigten 5 Antheren von der gleichzeitig entwickelten Narbe nur sehr wenig entfernt sind, so kann bei ausbleibendem Insektenbesuch spontane Selbstbestäubung leicht eintreten.

Ganz ähnlich ist die Blüteneinrichtung beim Vergißmeinnicht (*Myosotis palustris*) und seinen Gattungsgenossen (Fig. 51). Nur wird hier der Eingang in die Kronröhre durch

die sog. Schlundschuppen verengt, Vorwölbungen an der Basis der 5 Kronzipfel, gegen deren schönes Himmelblau sie mit ihrer goldgelben Farbe so lebhaft kontrastieren, und die Nektarabsonderung von der drüsigen Unterlage des vierteiligen Fruchtknotens besorgt, so daß der Nektar im Grunde der etwa 3 mm langen Kronröhre geborgen und sehr vielen, nicht zu kurzrüsseligen Insekten zugänglich ist. Er wird von Schwebfliegen, *Musciden*, Bienen, Schmetterlingen und Käfern aufgesucht, die auch hier wieder, da Narbe und Antheren in gleicher Höhe stehen, diese Organe mit verschiedenen Seiten ihrer Mundwerkzeuge berühren und deshalb vorzugsweise Fremdbestäubungen vollziehen. Daß dieser Vorgang der normale und Selbstbestäubung vermieden ist, kann man auch daraus schließen, daß das Vergißmeinnicht gynodiözisch ist; die weiblichen Stöcke sind leicht daran zu erkennen, daß ihre Blüten (Fig. 51 C und D), wie das auch bei andern Pflanzen mit zwitterigen und weiblichen Blüten die Regel ist, bedeutend kleiner sind als die Zwitterblüten. Die 5 Staubblätter sind in ihnen noch zu erkennen, aber verkümmert und funktionsunfähig.

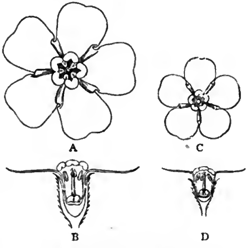


Fig. 51. *Myosotis palustris.*
A und B Zwitterblüte, C und D weibliche Blüte, von oben und im Längsschnitt. 6fach vergr.

Tiefer ist die Blütenröhre, größer die Entfernung der Geschlechtsorgane voneinander bei den hellroten Blumen

des Seidelbastes (*Daphne mezereum*, Fig. 52), mit denen dieser giftige Strauch unserer Wälder sich im ersten Frühjahr schmückt, bevor er seine Blätter getrieben hat. Sie stehen in verkürzten Trauben zu 3—4 beisammen und locken durch ihre lebhafte Farbe, angenehmen Duft und reichlichen Nektar viele Insekten, besonders Bienen, Hummeln und Schmetterlinge, aber auch Schwebfliegen, Käfer u. a. an. Die einfache Blütenhülle ist im unteren Teil zu einer 6—7 mm langen und 1,5 mm weiten hohlzylindrischen Röhre verwachsen, die sich oben in 4 paarweise gleiche, flach ausgebreitete Zipfel spaltet und eine auffallende Ähnlichkeit mit der Krone der Syringenblüten besitzt. Dicht unter dem Eingang in die Röhre steht in ihrem Innern eine Reihe von 4 Staubblättern, tiefer eine zweite ebensolche, und im Grunde das Pistill, dessen kopfige Narbe ungefähr 1 mm unterhalb der unteren Staubblätter sich befindet; ein fleischiger Ring unter dem Fruchtknoten sondert so viel Nektar ab, daß oft der ganze Blütengrund davon erfüllt ist. Die in die Blume eindringenden Besucher berühren mit ihrem Rüssel zwar zuerst die geöffneten Antheren, doch scheint der Pollen erst am Rüssel zu haften, wenn er, beim Herausziehen mit Nektar befeuchtet, wiederum die Antheren streift, so daß Selbstbestäubung vermieden wird. Spontane Autogamie kann indessen in den homogamen Blüten durch Herabfallen von Pollen auf die Narbe häufig stattfinden, wenn die Blüten schräg aufwärts gerichtet sind; sie ist auch, wenigstens in manchen Gegenden, von Erfolg begleitet. In Südtirol wurden am Seidelbast auch weibliche Blüten von geringerer Größe in gynomonözischer und gynodiözischer Verteilung beobachtet.

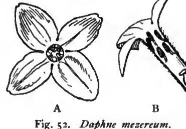


Fig. 52. *Daphne mezereum.*
A Blüte von oben, B im Längsschnitt. 3fach vergr.

Ein Beispiel für die Begünstigung von Allogamie durch Hervorragen der Narbe über die gleichzeitig geschlechtsreifen Antheren bieten die Blümchen der zierlichen *Linnaea borealis* (Fig. 53), eines zwergigen Halbsträuchleins, welches von seiner nordischen Heimat aus bis nach Norddeutschland vordringt und in der Voralpenregion wieder erscheint, immer als Begleiter der Nadelwälder. Von der Spitze der zarten, aufrecht stehenden, oben blattlosen Stengel hängen je 2 weißliche, trichterförmige Blüten, die einen feinen Vanilleduft aushauchen, schräg nach unten. Ihre Krone ist auf einem unterständigen Fruchtknoten eingefügt, der ebenso wie seine 2 Vorblätter, die 5 schmalen Kelchzipfel und der Blütenstiel mit klebrigen Drüsenhaaren dicht besetzt ist und dadurch die Blüten vor kleinen aufkriechenden Insekten schützt. Vom Scheitel des Fruchtknotens entspringt der fadenförmige Griffel, dessen endständige Narbe sich ungefähr im Eingang des etwa 10 mm langen, 5 zipfeligen Kronenglöckchens befindet. An dessen Basis



Fig. 53. *Linnaea borealis.* Ältere Blüte im Längsschnitt; bei *N* das Nektarium. 4 fach vergr.

sind 4 Staubblätter eingefügt, von denen die beiden oberen, etwas längeren immer noch wenigstens 2 mm hinter der Narbe endigen; die beiden unteren sondern an der Basis ihrer Staubfäden Nektartröpfchen ab, welche durch die Stellung der Blume verborgen und gegen Regen gesichert sind. Auf sie weist ein Saftmal, welches sich in Form von gelben oder auch roten Zeichnungen an der Innenseite der unteren Hälfte der Krone angebracht findet, wogegen die Oberseite eine Behaarung trägt. Die Gestalt der allmählich sich erweiternden Krone gestattet Besuchern sehr verschiedener Größe den Zutritt zum Nektar; beobachtet wurden Schwebfliegen, *Musciden* und kleine Schmetterlinge an den Blumen, in denen trotz

ihrer Homogamie spontane Selbstbestäubung kaum eintreten kann, weil die Narbe nicht in der Fallinie des Pollens liegt.

Einen Fall von so vollkommener Herkogamie, daß spontane Autogamie unmöglich wird, zeigen die Blüten der Immergrün-Arten (*Vinca*, Fig. 54). Bei der in Südeuropa ein-

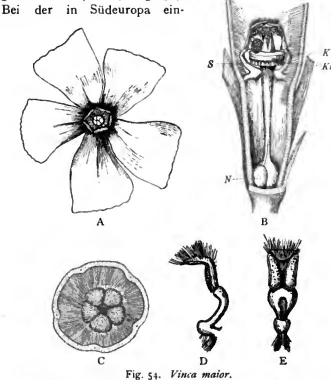


Fig. 54. *Vinca maior.*

A Blüte von oben in nat. Gr. B Längsschnitt durch den unteren Teil der Kronröhre mit den Geschlechtsorganen; *S* Staubblatt, *K* Narbenkopf, *Kr* kragenförmiger Fortsatz, der auf seiner Innenfläche die Narbe trägt, *N* Nektarium; C Querschnitt durch die Kronröhre dicht über den Staubblättern; 4 fach vergr. D ein Staubblatt von der Seite, E von innen; 6 fach vergr.

heimischen *V. maior*, welche größere Blüten hat als die in unsern Wäldern wachsende *V. minor*, breitet sich die 5 zipfelige violette Krone in ihrem oberen Teil zu einer Schaufläche von 45—50 mm Durchmesser flach aus, in ihrer Mitte befindet

sich der 5eckige, etwa 6 mm weite, von einer weißen Schwiele umzogene Eingang in die Kronröhre, welche eine Länge von 15—16 mm hat und sich nach unten allmählich verengt. Im Blütengrund stehen 2 miteinander verwachsene Fruchtknoten, die an ihrer Spitze einen gemeinsamen Griffel, an ihrem Grunde an der Verwachsungsstelle je ein großes Nektarium tragen. Der Griffel endet mit einem eigentümlich gebauten Kopf, welcher etwa 10 mm hoch über dem Blütengrunde steht und von den 5 dicht darunter in der Kronröhre eingefügten Staubblättern eng umschlossen wird. Die auf knieförmig gebogenen Staubfäden stehenden Antheren legen sich mit ihren auf der Außenseite behaarten Enden auf den Griffelkopf, öffnen sich nach innen und lassen ihren Pollen so austreten, daß er sich in 5 Haufen in nischenartigen Vertiefungen ansammelt, die der Kopf an seinem Ende unterhalb seines wollhaarigen Scheitels trägt. Bei oberflächlicher Betrachtung würde man meinen, der Pollen werde direkt auf die Narbe abgelagert und man habe hier einen ausgezeichneten Fall von unvermeidlicher spontaner Autogamie vor sich. Aber das gerade Gegenteil trifft zu, denn der Teil des Griffelkopfes, der den Pollen aufnimmt, ist gar nicht die Narbe, sondern ein Ablagerungsplatz für den Blütenstaub, den die besuchenden Insekten abholen müssen. Die als Narbe fungierende Partie des Griffelendes befindet sich versteckt und für den Pollen ohne Insektenhilfe unerreichbar an der Unterseite einer dicken Scheibe, die in der Höhe der Staubfäden unterhalb des Griffelendes steht; sie trägt nach unten gewendet gewissermaßen einen umgekehrten Halskragen, dessen Innenseite die Narbe darstellt, während der Außenrand der Scheibe mit einer stark klebrigen Substanz bedeckt ist. Dieser sonderbare Apparat arbeitet beim Besuch hinreichend langrüsseliger Insekten in folgender Weise. Die Besucher finden, wenn sie den Kopf in den engen Blüteneingang stecken, etwas unterhalb desselben den Weg zum Nektar in der Mitte durch den Griffelkopf und die auf ihm liegenden behaarten Antheren, im übrigen durch eine

dichte, weiße, von der Kronenröhre ausgehende Behaarung verschlossen; zwischen den Haaren hindurch gestatten aber die Zwischenräume zwischen den 5 Filamenten an den Stellen, wo auf der Scheibe des Griffelkopfes die 5 Pollenhäufchen abgelagert sind, Zugänge zum Blütengrunde, der von Insekten, die sich möglichst weit in den oberen weiteren Teil der Kronröhre drängen, erreicht werden kann, wenn sie einen wenigstens 11 mm langen Rüssel besitzen. Dementsprechend werden die Blumen auch nur von langrüsseligeren Immen und Schmetterlingen besucht und ausgebeutet, so daß man sie vielleicht zu den Hymenopterenblumen rechnen könnte. Wenn die Besucher durch einen der fünf Zugänge an den Pollenhäufchen vorbei in den Blütengrund eindringen, um Nektar zu saugen, so behaften sie den Rüssel dabei zunächst noch nicht mit Blütenstaub, wohl aber mit der klebrigen Masse, die den Griffelscheibenrand bedeckt. Erst nach Beendigung des Saugens nimmt der von dem Tiere zurückgezogene und oben klebrig gewordene Rüssel etwas von dem Pollen mit. Beim Besuch einer andern Blüte wird nun der an dem Rüssel hängende Pollen, wiederum wenn das Insekt die Blume verläßt, vom Rande des „Halskragens" abgeschabt, bleibt an dessen Außen- und Innenseite hängen und treibt hier die Pollenschläuche. Durch eine in die Blüte eingeführte Borste kann man den geschilderten Bestäubungsvorgang nachahmen, doch ohne fremde Beihilfe tritt er begreiflicherweise nicht ein, und auch künstlich herbeigeführte Autogamie ist ohne Wirkung: die Blüten sind durchaus selbststeril.

Eine besondere Gruppe unter den homogamen Blumen der Klasse *B* bilden die heterostylen, deren Eigentümlichkeit, die Anordnung der männlichen und weiblichen Organe in verschiedenen Höhenstufen und deren Verteilung auf verschiedene Pflanzenstöcke wir schon früher an den Blüten des Buchweizens kennen gelernt haben (vgl. S. 119). Heterostylie kommt bei den Blumen verschiedener Klassen, besonders aber bei denen mit völliger Nektarbergung und

bei Hymenopterenblumen vor. Unter den zu unserer Klasse gehörigen bieten die Blumen der aus China stammenden, bei uns in Gärten und Anlagen häufig gezogenen *Forsythien* (*F. suspensa* und *F. viridissima*) ein einfaches Beispiel von Dimorphismus. Die Heterostylie von *Forsythia* war bereits Asa Gray (1873) bekannt und wurde später von Darwin untersucht, aber in allen Gärten Deutschlands wurden bis vor etwa 15 Jahren nur kurzgriffelige Exemplare von *F. suspensa* und nur langgriffelige von *F. viridissima* gezogen, und beide Sträucher, da sie so gut wie gar keine Früchte ansetzten, auf ungeschlechtlichem Wege durch Stecklinge vermehrt. Spärliche, bisweilen an *F. suspensa* beobachtete Kapseln mit Samen erwiesen sich als durch Bastardbestäubung mit *F. viridissima* entstanden. Im Jahr 1890 war Prof. Hildebrand in Freiburg i. B. in den Besitz von blühenden Exemplaren der langgriffeligen Form von *F. suspensa* gelangt, die nun, zur Bestäubung der alten kurzgriffeligen Form derselben Art benützt, den reichsten Fruchtansatz hervorriefen, ebenso wie später die Befruchtung der langgriffeligen Form durch den Pollen der kurzgriffeligen. Die *Forsythien* sind bei uns deswegen rasch beliebt geworden, weil sich die Sträucher, schon ehe sie ihre Belaubung entwickeln, im zeitigen Frühjahr mit einer Fülle goldgelber, glockiger Blüten bedecken. Die am Grunde von einem grünen Kelch umschlossene Krone ist von glockig-trichterförmiger Gestalt, in vier Zipfel tief gespalten und bei *F. suspensa* (Fig. 55) gegen 20 mm lang; an ihrem Grunde sind zwei einander

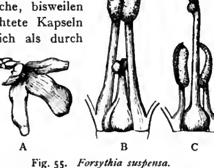


Fig. 55. *Forsythia suspensa.*
A Blüte in nat. Gr. B Geschlechtsorgane der langgriffeligen, C der kurzgriffeligen Form; 6fach vergr.

gegenüberstehende Staubblätter eingefügt und zwischen ihnen befindet sich das Pistill, dessen Fruchtknoten den Nektar absondert. Die 2 lappige Narbe ragt bei der kurzgriffeligen Form 3 mm über den Blütengrund hervor, und die Antheren der beiden Staubblätter neigen sich um 3 mm höher über ihr zusammen; in der langgriffeligen Form steht umgekehrt die Narbe 6 mm, die Antheren 3 mm über dem Blütengrund. Welche Insekten die Blüten in ihrer Heimat besuchen, ist nicht bekannt; bei uns sind es Bienen und Hummeln. Die Insekten müssen beim Befliegen der beiderlei Stöcke zwei übereinander liegende Zonen ihres Rüssels mit dem Pollen der kurzen und der langen Staubblätter beladen und ihn an den Narben von gleicher Länge, also der entgegengesetzten Form, abladen.

Andere heterostyl dimorphe Arten unserer Blumenklasse, wie z. B. zahlreiche Spezies der Gattung *Linum*, brauchen hier nicht weiter besprochen zu werden; dagegen verdient die merkwürdige Bestäubungseinrichtung des Weiderichs (*Lythrum salicaria*) eine eingehendere Darstellung, nicht nur weil diese Pflanze (abgesehen von dem nahe verwandten, aber sehr seltenen *L. virgatum*) die einzige der deutschen Flora ist, welche trimorphe Heterostylie zeigt, sondern auch weil an ihr Darwin seine klassischen Untersuchungen und Experimente über die Wirkung der verschiedenen, zwischen den Geschlechtsorganen der drei Blütenformen möglichen Bestäubungsweisen ausgeführt hat. Der Weiderich entfaltet seine langen roten Blütenstände an feuchten Ufern und Gräben; sie setzen sich aus gegenständigen, in den Blattachseln erscheinenden Trugdolden zusammen. Die Einzelblüten (Fig. 56) sind in der Regel nach der 6-Zahl (selten nach der 5-Zahl) gebaut und durch ungleiche Ausbildung der Kronblätter etwas zygomorph, entsprechend ihrer mehr oder weniger horizontalen Stellung an der Pflanze. Der außen stark behaarte Kelch ist glockig und geht in sechs spitze Zähne aus, mit denen sechs längere schmale Zipfel eines Außenkelches abwechseln; vor diesen sitzen sechs purpur-

rote, elliptische, unregelmäßig gefaltete Kronblätter auf dem Kelchrand, von denen die in der Blüte oben stehenden am kürzesten, die unteren die längsten sind. Im untersten Teil des Kelches sind 12 Staubblätter in zwei Kreisen eingefügt, und im Grunde steht auf einem kurzen Stielchen ein freier Fruchtknoten, der sich nach oben in einen dünnen, zylindrischen Griffel mit endständiger rundlicher Narbe fortsetzt. Nektar wird vom Kelchgrunde im Umkreis des Fruchtknotenstieles abgesondert. Die Länge der Staubblätter und des Griffels ist nun in jeder Blüte so, daß die Narbe und je sechs Antheren

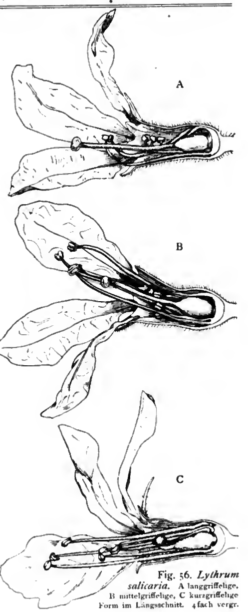


Fig. 56. *Lythrum salicaria.* A langgriffelige, B mittelgriffelige, C kurzgriffelige Form im Längsschnitt. 4fach vergr.

der beiden Staubblattkreise zusammen drei Höhenstufen einnehmen. An einem und demselben Pflanzenstock sind alle Blüten in dieser Hinsicht gleich gebaut, verschiedene Stöcke aber unterscheiden sich darin voneinander, daß die Narbe entweder die oberste oder die mittlere oder endlich die unterste der drei Etagen einnehmen kann, während in den beiden übrigen die beiden Antherengruppen stehen. Danach unterscheidet man langgriffelige, mittelgriffelige und kurzgriffelige Blüten und Pflanzen. In der langgriffeligen Blütenform (Fig. A) ragt der Griffel so weit aus dem Kelch hervor, daß die Narbe in einer Höhe von ca. 12 mm über dem Blütengrunde das oberste der drei Stockwerke bildet, von den Staubblättern reichen die sechs äußeren 8 mm, die sechs inneren 4 mm über den Blütengrund herauf, indem sie sich am Ende in die Höhe krümmen; die kurzen sind im Kelch eingeschlossen, da dessen Länge 6 bis 7 mm beträgt. Die Antheren der kurzen Staubblätter sind etwas kleiner als die der längeren, der Pollen hat bei allen eine goldgelbe Farbe. Bei der mittelgriffeligen Form (Fig. B) ragen sechs Staubblätter so weit aus der Blüte, daß ihre Antheren 12 mm über dem Blütengrunde stehen; sie haben eine bräunliche Farbe, enthalten grünen Blütenstaub und ihre Filamente sind, soweit sie aus dem Kelch heraussehen, von purpurner Farbe. Das mittlere Stockwerk, die Höhe von 8 mm, wird in diesen Blüten von der Narbe eingenommen, die etwas kleiner ist als an der langgriffeligen Form, und die zweite Gruppe von sechs Staubblättern hat dieselbe Beschaffenheit wie bei dieser. Endlich die kurzgriffelige Form (Fig. C) enthält in der obersten und mittleren Höhenstufe die Antheren der beiden Staubblattgruppen, die längsten Staubblätter zeigen dieselbe Ausbildung wie bei der mittelgriffeligen Form, die mittleren gleichen denen der langgriffeligen Blüten; das vollständig in der Kelchröhre eingeschlossene Pistill zeigt einen kurzen, stark aufwärts gebogenen Griffel, dessen Narbe 4 mm hoch über dem Blütengrund zu stehen kommt. Auch sonst lassen sich noch Unter-

schiede in der Struktur der Geschlechtsorgane erkennen: die Pollenkörner der längsten Staubblätter sind am größten, die der kurzen Staubblätter die kleinsten, und die der mittellangen Staubblätter haben eine mittlere Größe; die Narbenpapillen der mittelgriffeligen Form sind nur etwa vier Fünftel so lang wie die der langgriffeligen, die der kurzgriffeligen Form noch etwas kürzer. Man wird danach von vornherein auf die Vermutung kommen, daß Griffellängen, Narbenpapillen und Pollenkörner von so ungleichen Dimensionen nicht in gleichem Grad füreinander passen können, und diese Vermutung bestätigt sich, wenn man das Benehmen der die Blüten besuchenden Insekten und die Art, wie sie dabei Bestäubungen vollziehen, sorgfältig beobachtet. Zwischen den Blüten der drei verschiedenen Formen sind offenbar 18 verschiedene Bestäubungsarten möglich, da jede der drei Pistillformen durch sechserlei Arten von Pollen belegt werden kann, nämlich zwei von den Staubblättern derselben Blütenform, und 2×2 von den Staubblattgruppen der beiden anderen Blütenformen abstammende. Die Kreuzungen zwischen Geschlechtsorganen gleicher Höhe, also verschiedener Blütenformen, von Darwin legitime Bestäubungen genannt, können in jeder Blüte durch die entsprechenden Organe der beiden andern Blütenformen erfolgen; im ganzen sind also sechs legitime und zwölf illegitime Bestäubungsweisen möglich. Unter den zahlreichen Besuchern der Weiderichblumen, die sich aus Schwebfliegen, Immen, Schmetterlingen, Käfern und noch einigen anderen zusammensetzen, sind es besonders größere und mittelgroße Immen, sowie größere Fliegen, die regelmäßig legitime Bestäubung bewirken. So beobachtete H. Müller als häufigen und *Lythrum salicaria* mit Vorliebe besuchenden Bestäuber die Schenkelbiene *Melitta melanura*, deren Männchen und Weibchen Nektar saugen und Pollen sammeln. „Da ihr Rüssel nur 3—4 mm lang ist, so muß sie, um den Nektar zu erlangen, einen großen Teil des 2—3 mm breiten Kopfes mit in die Kelchröhre stecken; sie berührt dann mit der Unterseite des Kopfes die kürzesten,

mit der Unterseite der Brust die mittleren, mit der Unterseite des Hinterleibes die längeren Staubgefäße und paßt so in ihren Körperdimensionen gerade für die Blume"; bei aufeinander folgenden Besuchen an allen drei Blütenformen müssen die Narben immer mit den Pollenansammlungen von Antheren gleicher Höhe in Berührung kommen, also legitim bestäubt werden. Andere Besucher aus der Familie der Immen sind die Honigbiene (Rüssellänge 6 mm), der Rosenblattschneider (*Megachile centuncularis*, Rüssellänge 6—7 mm), *Saropoda rotundata* (Rüssellänge 9 mm) und verschiedene Hummeln mit Rüsseln von 7—12 mm Länge; sie alle saugen Nektar und sind langrüsselig genug, um diesen durch bloßes Hineinstecken des Rüssels in die Kelchröhre zu erreichen, wobei sie mit der Unterseite des Rüssels die kürzesten, mit der Unterseite des Kopfes die mittellangen, und mit einem ca. 4 mm weiter hinten gelegenen Teil ihrer Unterseite die längsten Geschlechtsteile berühren. Außerdem besucht eine Anzahl von Schwebfliegen die Blüten, am häufigsten die Kegelfliege *Rhingia rostata*. „Auf einem oder einigen der Blumenblätter stehend reckt sie, nach gemächlichem Aneinanderreiben des Rüssels und Kopfes mit beiden Vorderfüßen zugleich, den Rüssel bis zu einer Länge von 11—12 mm aus und senkt ihn in den Grund der Blüte, wo sie ihn 6—10 Sekunden saugend verweilen läßt; unmittelbar nach dem Zurückziehen des Rüssels aus der Kelchröhre bearbeitet sie in der Regel ganz kurze Zeit (1—2 Sekunden) mit den beiden Klappen am Ende des Rüssels eine der Antheren, um der flüssigen, stickstoffreien Nahrung auch noch etwas feste, stickstoffhaltige (Pollenkörner) hinzuzufügen. Beim Einführen des Rüssels in den Blütengrund stößt sie mit dem kegelförmigen Vorsprunge des Kopfes an die mittellangen Geschlechtsteile, während der Rüssel die kürzesten Geschlechtsteile streift; die längsten Geschlechtsteile dagegen werden oft mit der Bauchseite, oft aber auch gar nicht von ihr berührt. Sie verrichtet also nur zwei Drittel der legitimen Befruchtungsarbeit regelmäßig; das letzte Drittel, die Ver-

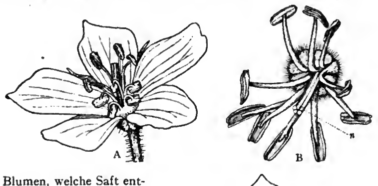
einigung der längsten Geschlechtsteile unter sich, weit seltner. Zwei andere Schwebfliegen, *Helophilus pendulus* und *H. trivittatus* (Rüssellänge 6—7 mm), fliegen meist auf die längsten Geschlechtsteile auf und befruchten daher, indem sie auf verschiedenen Stöcken saugen, alle drei Blütenformen legitim, ebenso *Volucella plumata* mit einer Rüssellänge von 7—8 mm."

Darwin hat nun alle 18 möglichen Bestäubungsarten, die sechs legitimen und die zwölf illegitimen, experimentell ausgeführt und auf ihren Erfolg untersucht; auf nicht weniger als 223 Einzelversuche gründen sich seine Schlüsse. Im Durchschnitt ergab sich, daß durch illegitime Bestäubungen nur 33 % der Anzahl von Kapseln produziert wurden, wie durch legitime, und da außerdem die illegitim befruchteten Kapseln nur 46 % Samen im Vergleich zu den legitim befruchteten enthielten, so verhielt sich die Samenproduktion infolge legitimer Bestäubung zu derjenigen infolge illegitimer Bestäubung wie 100 zu 15. Ähnliche Ergebnisse hatte auch F. Hildebrand bei seinen ausgezeichneten Untersuchungen über die Bestäubungsverhältnisse bei mehreren trimorphen (zur Blumenklasse *AB* gehörigen) *Oxalis*-Arten bereits im Jahre 1871 erhalten. Darwin aber, nicht damit zufrieden, die Überlegenheit und Nützlichkeit der legitimen Bestäubungen des Weiderichs in bezug auf die Ausbildung von Samen nachgewiesen zu haben, untersuchte auch noch die Entwickelung und das Verhalten der Abkömmlinge aus Samen legitimer und illegitimer Entstehung und stellte fest, daß gewisse Gruppen der illegitimen Nachkommen zwar häufig nicht die normale Größe erreichten und eine Verminderung ihrer Fruchtbarkeit bis zu völliger Sterilität zeigten, daß aber bei andern Gruppen völlig normale, ja sogar mehr als normale Samenproduktion vorhanden war. Auf zahlreiche, für die Erklärung der Gründe verringerter Fruchtbarkeit wichtige Einzelheiten dieser Versuche von Darwin und Hildebrand kann hier nicht weiter eingegangen werden.

Wir haben uns vielmehr noch einer neuen Gruppe von Pflanzen der Blumenklasse *B* zuzuwenden, bei denen Selbstbestäubung durch die uns bereits bekannte Einrichtung der Dichogamie, und zwar meistens in der Form der Protandrie, verhindert wird.

Als Beispiel dafür möge uns die Blume des Wald-Storchschnabels (*Geranium silvaticum*) dienen, in der Geschichte der Blütenökologie hochberühmt, weil der Altmeister Ch. C. Sprengel bei ihrer Betrachtung durch die unscheinbare Behaarung des Grundes der Kronblätter die erste Anregung zu seinen bewunderungswürdigen Untersuchungen empfing. „Als ich", so beginnt er die Einleitung seines Werkes, „im Sommer 1787 die Blume des Waldstorchschnabels aufmerksam betrachtete, so fand ich, daß der unterste Teil ihrer Kronenblätter auf der inneren Seite und an den beiden Rändern mit feinen und weichen Haaren versehen war. Überzeugt, daß der weise Urheber der Natur auch nicht ein einziges Härchen ohne eine gewisse Absicht hervorgebracht hat, dachte ich darüber nach, wozu denn wohl diese Haare dienen möchten. Und hier fiel mir bald ein, daß, wenn man voraussetzte, daß die fünf Safttröpfchen, welche von ebenso vielen Drüsen abgesondert werden, gewissen Insekten zur Nahrung bestimmt seien, man zugleich nicht unwahrscheinlich finden müßte, daß dafür gesorgt sei, daß dieser Saft nicht vom Regen verdorben werde, und daß zur Erreichung dieser Absicht diese Haare hier angebracht seien. . . . Da die Blume aufrecht steht und ziemlich groß ist, so müssen, wenn es regnet, Regentropfen in dieselbe hineinfallen. Es kann aber keiner von den hineingefallenen Regentropfen zu einem Safttröpfchen gelangen und sich mit demselben vermischen, indem er von den Haaren, welche sich über dem Safttröpfchen befinden, aufgehalten wird, so wie ein Schweißtropfen, welcher an der Stirn des Menschen herabgeflossen ist, von den Augenbrauen und Augenwimpern aufgehalten und verhindert wird, in das Auge hinein zu fließen. Ein Insekt hingegen wird durch diese Haare keineswegs verhindert,

zu den Safttröpfchen zu gelangen. Ich untersuchte hierauf andere Blumen und fand, daß verschiedene von denselben etwas in ihrer Struktur hatten, welches zu eben diesem Endzweck zu dienen schien. Je länger ich diese Untersuchung fortsetzte, desto mehr sah ich ein, daß diejenigen



Blumen, welche Saft enthielten, so eingerichtet sind, daß zwar die Insekten sehr leicht zu demselben gelangen können, der Regen aber nicht ihn verderben kann. Ich schloß also hieraus, daß der Saft dieser Blumen, wenigstens zunächst, um der Insekten willen abgesondert werde und, damit sie denselben rein und unverdorben genießen können, gegen den Regen

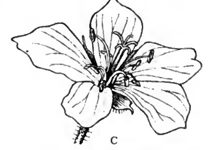


Fig. 57. *Geranium silvaticum.*
A junge Blüte im männlichen Zustand; 2 fach vergr. B die Geschlechtsorgane aus derselben Blüte, schräg von oben; die Antheren nach unten aufgesprungen, die Narbenäste *n* zusammengelegt und unentwickelt; 4 fach vergr. C ältere Blüte im weiblichen Zustand; 2 fach vergr.

gesichert sei." Die Blumen des Waldstorchschnabels (Fig. 57) besitzen eine ansehnliche rotviolett gefärbte Krone, deren fünf Blätter sich so flach auseinanderbreiten, daß sie gewöhnlich eine Schaufläche von 25—30 mm Durchmesser bilden. Am Grunde der fünf äußeren von den zehn Staubblättern befinden

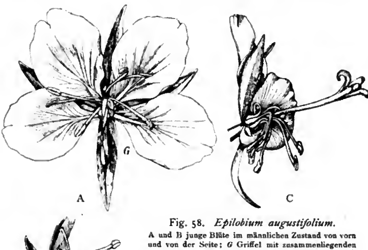
sich warzenförmige Nektarien, deren in den Blütengrund abfließende Ausscheidung durch eben die Härchen, die Sprengel zum Nachdenken anregten, verdeckt und sowohl gegen ungebetene Gäste wie gegen Regen geschützt ist. An der soeben aufgegangenen Blüte entwickeln sich, wie auch bei anderen großblütigen *Geranium*-Arten, zuerst die äußeren, dann die inneren Staubblätter zur Reife; anfangs sind sie S-förmig, im unteren Teile nach innen, im oberen nach außen gebogen, dann biegen sie sich nach innen konvex auseinander und setzen ihre mit Pollen bedeckte Antherenseite den besuchenden Insekten aus. Am oberen Ende des Staubfadens ist nämlich zwischen diesem und dem Konnektiv ein sehr kurzes Zwischenstück, das sog. Schaltstück, eingeschoben, welches im kollabierten und verdünnten Zustand wie ein Gelenk wirksam ist und die geöffnete Anthere in eine zum Staubfadenende senkrechte Lage bringt; zugleich dient es dazu, die leicht bewegliche Anthere dem Körper der besuchenden Insekten dicht anzuschmiegen und dann wieder in ihre ursprüngliche Lage zurückzuführen. Später, in der Regel nachdem die Antheren ihren Pollen abgegeben haben, biegen sich die beiden Kreise der Staubblätter weiter nach außen, um den jetzt an ihre Stelle tretenden Narben Platz zu machen. Während des Abblühens der Staubblätter sind die fünf in der Mitte der Blüte vom Fruchtknoten aufsteigenden Griffel noch nicht völlig ausgewachsen und bleiben dicht aneinander liegen, ohne daß ihre Narben zugänglich wären. Erst wenn die Staubblätter sich beiseite gebogen und teilweise oder alle ihre Antheren verloren haben, streckt sich der Griffel, seine Äste legen sich bogig auseinander und bieten die an ihrer Innenfläche entwickelten Narben den Besuchern zur Bestäubung dar. Diese stark ausgeprägte Protandrie macht jede Selbstbestäubung unmöglich; sie ist aber auch unnötig, da den Blumen ein ungemein reicher Besuch von Insekten der verschiedensten Klassen (Tag- und Nachtschmetterlinge, Immen, Zweiflügler, Käfer) zuteil wird, welche ausreichende Fremdbestäubungen vollziehen.

Unsere Art ist auch durch ein Schwanken in der Ausbildung der Geschlechtsorgane von großem Interesse, denn

während in den Alpen der Schweiz ab und zu homogame Blüten beobachtet wurden, ist auf der anderen Seite eine große Neigung der Pflanze zur Bildung von eingeschlechtigen Blüten zu erkennen. Am häufigsten kommen gynomonözisch oder gynodiözisch verteilte weibliche Blüten vor, welche durch zahlreiche Übergänge in Form solcher Blüten, die eine mehr oder weniger beschränkte Zahl von gut entwickelten Antheren besitzen, mit den gewöhnlichen Zwitterblüten verbunden, aber mit kleineren Kronen von kaum 20 mm Durchmesser ausgestattet sind. Außerdem sind auf zwitterblütigen und auch auf besonderen Stöcken Blüten mit funktionsunfähigen und in verschiedenem Grade reduzierten weiblichen Organen bekannt geworden, so daß wir am Waldstorchschnabel die schrittweise Umbildung einer zwitterigen Pflanze in eine zweihäusige zu verfolgen imstande sind.

Gleichfalls schon von Sprengel ausführlich geschildert wurde die interessante Blüteneinrichtung des in unseren Wäldern wachsenden Weidenröschens (***Epilobium angustifolium***, Fig. 58), einer prächtigen Pflanze mit weithin leuchtenden langen purpurnen Blütenständen. Die Blumen breiten sich auf schräg aufsteigenden, in den unterständigen Fruchtknoten übergehenden Stielen in einer senkrechten Ebene von ca. 30 mm Durchmesser, aus der die Geschlechtsorgane während ihrer vollen Entwicklung hervorstehen, auseinander. An der Bildung dieser Schaufläche beteiligen sich außer den vier symmetrisch rechts und links angeordneten Kronblättern auch die vier mit ihnen abwechselnden trübroten Kelchblätter, besonders das unterste, welches sich in eine große, zwischen den beiden unteren Kronblättern bleibende Lücke stellt. Die im Blütengrunde stehende fleischige Spitze des Fruchtknotens sondert Nektar ab, der von den darüber zusammenneigenden und verbreiterten unteren Enden der acht Staubblätter und durch eine am Grunde des Griffels vorhandene Behaarung vollständig verdeckt, aber durch die Spalten zwischen den Staubfadenbasen dennoch leicht zugänglich ist. In frisch geöffneten Blumen

findet man die Staubblätter nach vorwärts ausgestreckt und an ihren Antheren die aufgesprungene Seite nach oben gewendet; so bieten sie den Insekten, die sich an der Blüte niederlassen wollen, einen geeigneten Sitzplatz und heften ihnen den Pollen an der Unterseite an. Der Griffel ist jetzt noch kurz, nach unten herabgebogen, und seine vier Narbenäste sind zusammengelegt. Nach dem Verwelken der Antheren



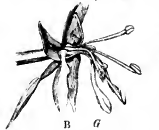


Fig. 58. *Epilobium augustifolium.*
A und B junge Blüte im männlichen Zustand von vorn und von der Seite; *G* Griffel mit zusammenliegenden Narbenästen. C ältere Blüte im weiblichen Zustand nach Entfernung von 2 Kronblättern; der Griffel mit entfalteten Narbenästen aus der Blüte hervorstehend, die Staubblätter nach unten gesunken. 2fach vergr.

biegen sich alle Staubblätter scharf nach unten, der Griffel dagegen streckt sich gerade aus der Blüte heraus, verlängert sich und entfaltet die vier Äste an seiner Spitze, die sich auseinander krümmen und an ihrer Innenseite die Narbenflächen tragen. So bildet in diesem zweiten Blütenstadium der Griffel die einzige Anflugstange für die Insekten, die den von jüngeren Blüten mitgebrachten Pollen nun an der Narbe absetzen müssen. In der Regel ist die Protandrie der Blüten, die von zahlreichen Immen, Grabwespen, Blattwespen,

Tanzfliegen, Waffenfliegen, Schwebfliegen, auch Schmetterlingen und Käfern besucht werden, so stark ausgeprägt, daß sie auf spontane Bestäubung verzichten müssen, in manchen Gegenden findet ein solcher Übergang des männlichen in den weiblichen Zustand, im hohen Norden sogar schwache Protogynie statt, daß spontane Autogamie ermöglicht wird — je nach den allgemeinen Existenzbedingungen, unter denen die Pflanze wächst. Auch bei den übrigen Arten der Gattung *Epilobium* ist der Zusammenhang der Bestäubungseinrichtungen mit den sonstigen Lebensausrüstungen, namentlich mit der Augenfällig-

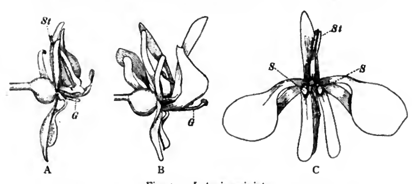


Fig. 59. *Lopezia miniata.*
A junge Blüte von der Seite im männlichen Zustand, das linke Kronblatt weggenommen. B und C ältere Blüte im weiblichen Zustand von der Seite und von vorn. *G* Griffel, *S* Saftmale, *St* Staminodium. 4fach vergr.

keit der Blumen unverkennbar; er äußert sich vor allem darin, daß die großblumigen Arten protandrisch, die kleinblütigen aber homogam mit häufiger oder selbst regelmäßiger Autogamie sind.

Die mit *Epilobium* zu derselben Familie der *Onagraceen* gehörige, in Mittelamerika einheimische Gattung *Lopezia* zeigt in ihren zierlichen Blümchen bei gleicher protandrischer, mit Nutationen der Geschlechtsorgane verbundener Einrichtung eine wesentliche Vereinfachung insofern, als sich bei ihr nur ein oder zwei Staubblätter ausgebildet haben. Die auf *Lopezia miniata*, eine im Garten von La Mortola im Freien kultivierte Art, bezügliche Fig. 59 stellt die beiden

Blütenstadien dieser Pflanze dar. Die purpurroten Blumen sind zygomorph und breiten ihre Kelch- und Kronblätter auch ungefähr in eine senkrecht stehende Ebene aus, deren Durchmesser etwa 12 mm beträgt. Am Schauapparat beteiligt sich hier auch das eine der beiden Staubblätter, welches in der Blüte oben steht und zu einem kronblattähnlichen Staminodium umgebildet ist; das normal ausgebildete zweite befindet sich ihm gegenüber und führt mit dem später heranwachsenden Griffel einen Platzwechsel aus. Als Saftmale für den im Blütengrund geborgenen Nektar dienen zwei an einer knieförmigen Umbiegung des Grundes der beiden oberen Kronblätter hervortretende Anschwellungen.

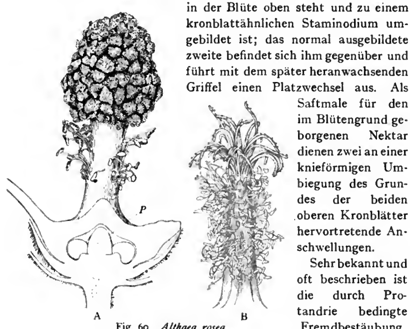


Fig. 60. *Althaea rosea.*

A Geschlechtsorgane einer jungen, im männlichen Zustand befindlichen Blüte; die Röhre der zusammengewachsenen Staubfäden unten angeschnitten, so daß man die Basis des Pistills P sehen kann. B Geschlechtsorgane einer älteren, im weiblichen Zustand befindlichen Blüte; Antheren verwelkt, die Narbenäste oben aus der Staubfadenröhre heraus gewachsen. 3fach vergr.

Sehr bekannt und oft beschrieben ist die durch Protandrie bedingte Fremdbestäubung bei zahlreichen Arten der *Malvaceen*, bei denen schon Kölreuter die Notwendigkeit der Insektenhilfe zum Eintritt der Bestäubung festgestellt hat. Die mit ansehnlichen Blüten versehenen einheimischen *Malvaceen* zeigen eine Blüteneinrichtung, die in den wesentlichen Zügen mit der hier abgebildeten der in unseren Gärten gezogenen, aus dem Orient stammenden Stockrose (*Althaea rosea*, Fig. 60)

übereinstimmt. Da steht in der Mitte der Blume, deren große, weit geöffnete Krone von fünf getrennten, bei den einzelnen Sorten sehr verschieden gefärbten Blättern gebildet wird, ein kleiner, einem Bäumchen vergleichbarer Körper, der aus zahlreichen Staubfäden besteht, welche oberwärts sich voneinander lösen und an ihren Enden eine große Menge von Antheren tragen. Im ersten Blütenstadium sieht man in der Blüte nichts von einem weiblichen Organ, denn die zahlreichen, zu einem kreisrunden Fruchtknoten verwachsenen Fruchtblätter sind von dem untersten zusammengewachsenen Teil der Staubblätter völlig verdeckt, und die dazu gehörigen, von der Mitte des Fruchtknotens entspringenden Griffel liegen unausgewachsen im Innern der am Scheitel noch geschlossenen Staubfadenröhre. Nachdem der großkörnige Pollen von Insekten abgeholt oder heruntergefallen ist, und die Antheren verwelkt sind, wachsen die Griffelenden aus dem oberen Ende der Staubblattröhre hervor, spreizen sich auseinander und biegen sich endlich bogig nach unten, das Staubblattbäumchen mit einem Schopf roter Fäden krönend. Damit ist die Blume in ihr zweites, weibliches Stadium eingetreten, denn die Griffeläste haben an ihrer konvexen Seite je eine lange Narbe entwickelt, die von größeren, in der Blumenmitte anfliegenden Insekten berührt, und wenn sie von jüngeren Blüten Pollen mitgebracht haben, bestäubt werden müssen. Die Insekten, Bienen, Hummeln, Schwebfliegen und Schmetterlinge, suchen die Blumen auf, um den Nektar zu saugen, der zwischen den Nägeln der Kronblätter von gelb gefärbten Stellen im Kelchgrunde abgesondert und durch eine an den Rändern der Kronblattnägel angebrachte Behaarung verdeckt wird. Im übrigen ist dafür gesorgt, daß bei etwa ausbleibendem Insektenbesuch spontane Autogamie in den Blüten stattfinden kann, denn am Ende der Anthese biegen sich die Griffeläste so weit nach unten, daß ihre Narben mit den obersten welk gewordenen Antheren in Berührung kommen und sich mit dort noch vorhandenem Pollen behaften können. Eine ähnliche Einrichtung zur Selbst-

bestäubung besteht bei vielen anderen *Malvaceen* und tritt um so mehr in Wirksamkeit, je unsicherer, besonders wegen geringer Augenfälligkeit der Blumen, in ihnen der Besuch von Insekten und durch sie herbeigeführte Fremdbestäubung ist.

In der Protandrie stimmt mit den geschilderten Blüten auch ein Teil der Arten der großen Familie der Lippenblütler (*Labiatae*) überein, während ein anderer Teil homogame

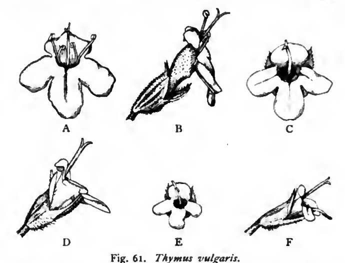


Fig. 61. *Thymus vulgaris.*

A und B ältere Zwitterblüte im weiblichen Zustand, von vorn und von der Seite. C und D große weibliche Blüte mit sehr kleinen Staubblattrudimenten von vorn und von der Seite. E und F kleinste weibliche Blüte ohne Staubblattrudimente von vorn und von der Seite. 4fach vergr.

Blüten besitzt, und der Blumenklasse *B* nur solche Arten zugerechnet werden können, deren Blumenröhren eine geringe Tiefe besitzen; solche mit tiefer geborgenem Nektar werden wir noch unter den Hymenopterenblumen zu besprechen haben. Hier sei als typisches Beispiel die Blüteneinrichtung des in Südeuropa einheimischen, bei uns als Küchengewürz angebauten Thymians (*Thymus vulgaris*, Fig. 61) beschrieben. Er besitzt hellrötliche Kronen, die unten von einem be-

haarten, zweilippigen Kelch mit zweizähniger Ober- und dreizähniger Unterlippe umgeben sind; da sie zwar nicht sehr groß, aber an dem Stengel in zahlreichen Scheinquirlen angeordnet sind, überdies kräftig duften und im Blütengrunde Nektar enthalten, der von der Unterlage des Fruchtknotens in ansehnlicher Menge ausgeschieden wird, so finden sich auf ihnen viele Tanzfliegen, *Musciden*, Schwebfliegen, kurzrüsselige Immen, Grabwespen und Schmetterlinge ein, die durch die Struktur der Blume gezwungen werden, beim Saugen Fremdbestäubungen zu vollziehen. Die meisten Stöcke tragen lauter Zwitterblüten; deren Kronröhre hat eine Länge von ca. 5 mm bei einer Weite von 1,5 mm, sie steht schräg aufgerichtet und löst sich am Ende in die beiden flach auseinander gebreiteten Lippen auf, von denen die Unterlippe in drei einander ziemlich gleiche Zipfel geteilt ist. Der Durchmesser dieser vorderen Schaufläche beträgt gegen 7 mm. Im Innern der Kronröhre sind die vier Staubblätter eingefügt, zwei kürzere am Rücken, die zwei längeren etwas tiefer seitlich; sie strecken sich sofort nach dem Aufgehen der Blüte aus der Kronröhre hervor und bieten ihre geöffneten und an der nach unten gewendeten Seite mit Pollen bedeckten Antheren den anfliegenden Insekten unterhalb der Oberlippe in einer solchen Stellung dar, daß diese, wenn sie den Kopf zum Saugen des Nektars in die Blume senken, sich an ihrer Rückenseite („nototrib") mit Pollen behaften müssen, den sie bei fortgesetztem Blütenbesuch an der Narbe einer anderen, älteren Blume absetzen. Denn in den jüngeren ist der Griffel noch in der Kronröhre verborgen, und seine beiden Narbenäste liegen aneinander; erst nachdem die Antheren begonnen haben zu welken und gewöhnlich ihren Pollen bereits an besuchende Insekten abgegeben haben, streckt er sich zu seiner vollen Länge, legt die Narbenäste auseinander und stellt sie vor den Antheren den Besuchern so in den Weg, daß diese mit ihrer pollentragenden Oberseite daran anstreichen müssen. Ähnlich wie bei *Geranium silvaticum* kommen auch bei *Thymus*

vulgaris nicht selten weibliche Blüten vor, und zwar, wie schon Darwin beobachtete, auf besonderen weiblichen Stöcken, also in gynodiözischer Verteilung. Auch hier kann man Übergänge zwischen zwitterigen und weiblichen Blüten auffinden, nämlich solche, welche noch funktionslose und rudimentäre Staubblätter enthalten. Wiederum geht mit der Reduktion der männlichen Organe eine Verkleinerung der Krone und schließlich auch des Kelches Hand in Hand (Fig. 61, *C—F*): so maßen die Kronröhren weiblicher Blüten, in denen noch sehr kleine Reste der vier Staubblätter erkenn-

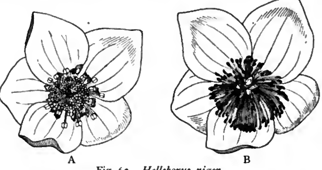


Fig. 62. *Helleborus niger.*
A weiblicher, B männlicher Zustand der Blüte. Nat. Gr.

bar waren, nur 4 mm in der Länge, und die Lippen breiteten sich auf einen Durchmesser von 6 mm aus, an den rein weiblichen Blüten, die keine Spur von Staubblättern aufweisen, war die Kronröhre nur 3 mm lang und kaum 1 mm weit, und der Durchmesser der von den Kronzipfeln gebildeten Schaufläche betrug nur wenig über 3 mm. In den weiblichen Blüten entfaltet der Griffel sogleich nach dem Aufblühen der Blume seine beiden Narbenäste.

Es möge hier noch von den Blumen der Klasse *B* die Blüteneinrichtung der sog. Weihnachtsrose (*Helleborus niger*, Fig. 62) geschildert werden, um auch einen der weniger häufigen Fälle anzuführen, in denen die Selbstbestäubung durch protogynische Dichogamie verhindert wird. Die

schöne Blume verdankt ihren Namen der ungewöhnlichen Blütezeit, denn sie entfaltet sich mitten im Winter, je nach der Witterung im Dezember bis Februar. Sie besitzt einen fünfblätterigen Kelch, der die Stelle einer Krone vertritt, denn er ist weiß oder rötlich gefärbt und breitet sich so aus, daß er eine flache Schale von 4—5 cm Durchmesser bildet. Im Innern derselben erblickt man eine große Menge von Staubblättern, welche die in der Mitte stehenden fünf oder sechs Pistille umgeben, und bei genauerer Untersuchung sieht man zwischen den Kelchblättern und den äußersten Staubblättern einen Kranz von etwa einem Dutzend dütenförmiger Organe, die von den Staubblättern fast ganz verdeckt werden. Es sind, morphologisch betrachtet, die Kronblätter, die hier aber zu Nektarien umgeprägt den im Innern ausgeschiedenen Nektar in reichlicher Menge bergen. In jungen Blumen sind alle goldgelben Antheren noch geschlossen, die an der Oberseite der Griffel stehenden Narbenstreifen aber entwickelt; später beginnen die Staubblätter, von außen nach innen vorschreitend, ihre Staubfäden auszustrecken und ihre Antheren zu öffnen. Besuchende Insekten finden am bequemsten auf den Griffeln in der Mitte der Blume Platz und wenden sich von hier den Nektarien zu; dabei können sie in jungen Blüten nur Fremdbestäubung, in älteren auch Selbstbestäubung bewirken. Als Blütenbesucher hat man bis jetzt nur Honigbienen beobachtet, doch wäre der Nektar auch zahlreichen anderen Insekten zugänglich; da aber in der winterlichen Zeit, wo die Pflanze blüht, auf Insektenbesuch überhaupt nicht mit Sicherheit zu rechnen ist, hat sie sich die Möglichkeit spontaner Autogamie dadurch gewahrt, daß die Narben sehr lange empfängnisfähig bleiben, und in schräg oder senkrecht stehenden Blüten leicht Pollen auf sie herabfallen kann.

An den Schluß dieser Blumenklasse stellen wir die auch durch ihre merkwürdige Polygamie interessanten Blüten der Roßkastanie (*Aesculus hippocastanum*, Fig. 63). Ohne eine ausgesprochene Anpassung an einen eng begrenzten Be-

sucherkreis zu zeigen, bilden sie doch einen Übergang zu den Hymenopterenblumen insofern, als sie besonders bequem von Hummeln ausgebeutet werden können und auch tat-

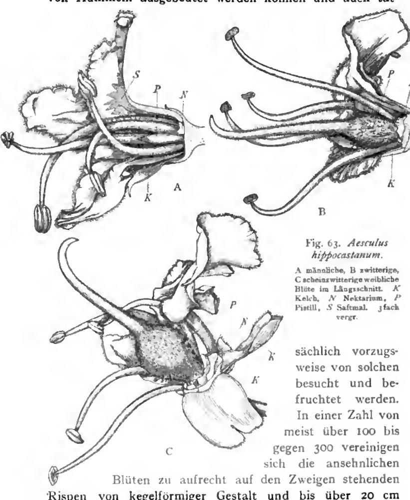


Fig. 63. *Aesculus hippocastanum.*

A männliche, B zwitterige, C scheinzwitterige weibliche Blüte im Längsschnitt. *K* Kelch, *N* Nektarium, *P* Pistill, *S* Saftmal. 3fach vergr.

sächlich vorzugsweise von solchen besucht und befruchtet werden. In einer Zahl von meist über 100 bis gegen 300 vereinigen sich die ansehnlichen Blüten zu aufrecht auf den Zweigen stehenden Rispen von kegelförmiger Gestalt und bis über 20 cm Höhe, und so reich pflegen sich die Bäume im Mai mit diesen Blütenständen zu schmücken, daß die Blüten-

pracht im Verein mit den schön geschnittenen, kühlen Schatten spendenden Blättern die allgemeine Beliebtheit der Roßkastanie als Garten- und Parkbaum durchaus rechtfertigt; obwohl sie in Deutschland erst i. J. 1575 aus ihrer Heimat, dem nördlichen Griechenland, eingeführt worden ist, zeigt sie jetzt bei uns eine Verbreitung, in der ihr von ursprünglich fremden Bäumen höchstens die nordamerikanische Falsche Akazie (*Robinia pseudacacia*) gleichkommt. Die Äste der Rispen sind als Wickel ausgebildet und tragen in verschiedener Anzahl die einzelnen Blüten, welche sich in einer nach der Spitze fortschreitenden Reihenfolge entwickeln und im geöffneten Zustand sich so einstellen, daß die Kronblätter ungefähr senkrecht stehen, die Geschlechtsorgane aber weit aus ihnen hervorragen. Die innerhalb eines kurzglockigen fünfzipfeligen Kelches eingefügte Krone bildet eine Schaufläche von anfangs 15—20, später bis 25 mm Durchmesser, ist schief symmetrisch und besteht aus 5 an ihrem Grunde faltig übereinander gelegten Blättern, von denen die beiden oberen etwas größer sind als die unteren; das unterste ist oft nur rudimentär ausgebildet oder fehlt auch ganz. Die Kronblätter sind weiß gefärbt, die beiden oberen tragen in der Mitte ihres Plattengrundes ein zackiges, ca. 6 mm langes und 3 mm breites Saftmal, welches an frisch geöffneten Blüten zitronengelb ist, dann ockergelb und bald schön karminrot wird; es weist nicht nur den besuchenden Insekten den Weg zum Nektar, der im Blütengrunde von einem weißen faltigen, zwischen dem Fruchtknoten und den Kronblättern sich ausbreitenden Wulst besonders an der oberen Seite der Blüte abgesondert wird, sondern hebt auch die Augenfälligkeit des ganzen Blütenstandes bedeutend. Dicht um das in der Blütenmitte stehende Pistill sind 7 Staubblätter eingefügt, deren weiße, lange Filamente in jungen Blüten bogig nach unten gekrümmt sind. Während in dem hier geschilderten Bau alle Blüten der Roßkastanie untereinander übereinstimmen, machen sich in der Ausbildung der Geschlechtsorgane Unterschiede geltend, welche

es gestatten, dreierlei Arten von Blüten, nämlich männliche, zwittrige und weibliche auseinanderzuhalten. Sie finden sich in der Regel in jedem Blütenstande beisammen, so daß die Pflanze also trimonözisch ist. Die große Mehrzahl aller Blüten ist männlich: in ihnen befindet sich ein etwa 4 mm langes, wenig über 1 mm dickes, griffelloses Pistillrudiment, die Staubfäden richten sich einige Zeit nach dem Aufgehen der Blüte mit ihren Vorderenden in die Höhe und lassen, während gleichzeitig die Umfärbung des Saftmales beginnt, ihre rotbraunen Staubbeutel, die sich bald ringsum mit lebhaft rotbraunem Pollen bedecken, an der nach oben gewendeten Seite aufspringen. Nach dem Verblühen gliedern sich diese männlichen Blüten mit ihrem Stiel vom Rispenast ab und fallen herunter. Die Zwitterblüten findet man gewöhnlich in der mittleren Partie der untersten Rispenäste, und zwar so wenig zahlreich, daß oft in einem ganzen Blütenstand nur einer, häufiger 2—5 zu finden sind; auch aus lauter männlichen Blüten zusammengesetzte Rispen kommen vor, so daß hier in der Tat eine große Verschwendung in der Ausbildung von männlichen Organen zum Zweck der Befruchtung verhältnismäßig weniger Pistille getrieben wird. Leicht kenntlich sind die Zwitterblüten an dem kräftigen, ca. 16 mm langen, weißen, am Ende aufwärts gebogenen Griffel, der einem etwa 4 mm hohen, mit Haaren und drüsigen Stacheln bedeckten Fruchtknoten aufsitzt; im übrigen haben sie dieselbe Struktur wie die männlichen Blüten. Große Ähnlichkeit mit ihnen zeigen die weiblichen Blüten, die man in derselben Gegend der Rispen auf verschiedenen Bäumen in wechselnder, aber immer geringer Häufigkeit findet. Sie besitzen ein besonders kräftig entwickeltes weibliches Organ, da ihr Fruchtknoten eine Länge von 7 und eine Dicke von fast 5 mm aufweist, sind aber scheinzwittrig, da die 7 Staubblätter in ihnen anscheinend wohl ausgebildet sind. Eine nähere Untersuchung zeigt aber, daß sie immer in der nach unten gekrümmten Lage verbleiben, und daß ihre verkleinerten, lehmgelben Antheren sich gar nicht oder nur

mangelhaft öffnen; der in ihnen enthaltene gelbliche Pollen besteht aus verschrumpften Körnern. Äußerlich lassen sich diese weiblichen Blüten von den zwittrigen, mit denen sie durch Übergangsformen dergestalt verbunden sind, daß ein oder das andere Staubblatt sich normal entwickelt, sich aufrichtet und gut entwickelten Pollen entläßt, dadurch unterscheiden, daß an ihnen der Kelch aufgeschlitzt und nach hinten zurückgeschlagen ist. Der im Blütengrund enthaltene Nektar ist bei allen 3 Blütenformen etwa 4 mm tief geborgen und wird durch die Falten der Kronblätter sowie durch die Behaarung der Geschlechtsorgane verdeckt. Die anfliegenden Hummeln können bequem saugen, wenn sie auf den vorgestreckten Staubfäden und Griffeln Platz nehmen; sie müssen sich dabei auf ihrer Unterseite in den männlichen und zwittrigen Blüten reichlich mit Pollen behaften und ihn beim Besuch weiblicher oder zwittriger Blüten auf der kleinen, die Spitze des Griffels einnehmenden Narbe absetzen. Auch an Zwitterblüten bewirken sie immer Fremdbestäubung, weil diese protogynisch sind.

In der Hervorbringung männlicher und zwittriger bzw. weiblicher Blüten verhalten sich die einzelnen Bäume der Roßkastanie verschieden. Häufig findet man solche von vorwiegend männlichem Charakter, deren sämtliche Rispen an fruchtbaren Blüten arm sind oder selbst gar keine solchen enthalten; andere Bäume tragen so zahlreiche zwittrige oder weibliche Blüten, daß in einer Rispe bis zu 30 und noch mehr Früchte angesetzt werden.

KAPITEL X.

BLUMENGESELLSCHAFTEN MIT VÖLLIG GEBORGENEM NEKTAR (B').

Unter Blumengesellschaften im Sinne der Blütenökologie versteht man kopfartige Blütenstände aus zahlreichen, meist kleinen Blüten mit völliger Nektarbergung, bei denen die dicht gedrängt stehenden Einzelblüten zum Zwecke der Ausbildung des Schauapparates und häufig auch hinsichtlich der Entwicklung der Geschlechtsorgane in den Dienst der Gesellschaft treten. Diese wirkt dem Aussehen nach ähnlich wie eine einfache Blume und wird im gewöhnlichen Leben auch oft mit einer solchen verwechselt. Nach der Blütenfarbe, von der die Art des Insektenbesuches abhängt, zerfallen die Blumengesellschaften in zwei Gruppen: die weißen und gelben einerseits, die roten, blauen und violetten, von den einsichtigeren und langrüsseligeren Besuchern bevorzugten auf der andern Seite.

Bereits innerhalb der Blumenklassen *A* und *AB* finden sich Ansätze zur Ausbildung von Blumengesellschaften, insofern als hier bisweilen Blütenstände auftreten, die blumenartig eine gemeinsame Schaufläche bilden, zu deren Augenfälligkeit die Randblüten oder besondere Hüllen vorzugsweise beitragen und damit eine Leistung zum Vorteil des ganzen Blütenstandes übernehmen. So wurde früher erwähnt, daß an den Dolden der *Umbelliferen* nicht selten „strahlende" Randblüten die Augenfälligkeit des Blütenstandes erhöhen. Ein sehr ausgezeichnetes Beispiel dafür bieten die Dolden von *Orlaya grandiflora*, an denen die mittleren Einzelblüten einen Durchmesser von nur 2 mm und Kronblätter von wenig mehr als 1 mm Länge besitzen, während die nach außen

gewendeten Kronblätter der am Umfang der Dolden stehenden Blüten bis gegen 20 mm Länge erreichen und fast bis zum Grunde in zwei abgerundete, ca. 6 mm breite, weiße Zipfel gespalten sind. Bei andern *Umbelliferen*, wie *Astrantia* und *Eryngium*, werden die Dolden durch große, auffallend gefärbte Hüllblätter abgeschlossen. Eine äußerliche Ähnlichkeit mit den Dolden der *Umbelliferen* besitzen die Doldenrispen der zu den *Caprifoliaceen* gehörigen *Viburnum*-Arten, unter denen sich der Schneeballenstrauch (*V. opulus*) dadurch auszeichnet, daß die randständigen Blüten seiner Blütenstände nicht nur auffallend vergrößert sind, sondern auch ihre Geschlechtsorgane bis auf unkenntliche Reste eingebüßt haben; sie sind also für ihre normale Aufgabe, die Produktion von Früchten und Samen, ganz unbrauchbar geworden und leisten nur der Gesamtheit der Blüten eines Blütenstandes einen Dienst, indem sie dessen Augenfälligkeit und damit die Wahrscheinlichkeit von Insektenbesuch und Fremdbestäubung an den unscheinbaren, aber mit beiderlei Geschlechtsorganen ausgestatteten Blüten vergrößern. Ferner bei einigen Arten der Gattung *Cornus*, die in Europa nur durch *C. suecica* (Fig. 64) vertreten sind, wird der aus kleinen, gedrängt stehenden Blüten gebildete Blütenstand durch vier große weiße Hochblätter augenfällig und blütenähnlich gemacht. Sie bilden um die kopfige Doldentraube, indem sie sich flach ausbreiten, eine Hülle von 10—20 mm Durchmesser, in deren Mitte man gegen 20 purpurschwarze, zur Blumenklasse *A* gehörige Blütchen findet. Auch von manchen anderen kopfartigen Blütenständen läßt sich zeigen, daß sie das eine oder andere Merkmal der Blumengesellschaften tragen, ohne jedoch alle in sich zu vereinigen.

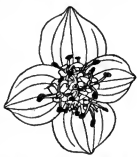


Fig. 64. *Cornus suecica*, ein doldentraubiger Blütenstand, von vier großen weißen Hochblättern umgeben. 4fach vergr.

In vollkommener Weise sind sie bei der großen Familie der *Compositen* ausgebildet, zu denen in biologischer Beziehung eine einfachere Vorstufe die auch systematisch ihnen nahe stehenden *Dipsacaceen* darstellen. Deren Eigentümlichkeiten lassen sich u. a. an den Skabiosen und verwandten Gattungen beobachten, die zu ansehnlichen Köpfen mit runder Oberfläche zusammengedrängte Blüten besitzen. Der Blütenkopf ist an seinem Grunde von einigen Reihen grüner Hochblätter umgeben und abgeschlossen, die eine Hülle für ihn bilden und, weil sie einem Kelch ähnlich sehen, als Hüllkelch bezeichnet werden. Die Achse des Blütenstandes ist so verdickt und verbreitert, daß an ihrer Oberfläche genügend Raum vorhanden ist, um die zahlreichen sitzenden Einzelblüten nebeneinander aufzunehmen. Sie haben bei der auf unseren Wiesen häufigen *Scabiosa columbaria* (Fig. 65) eine hell bläuliche Farbe, die von den Kronen herrührt; diese sitzt auf einem Fruchtknoten, der von einem Außenkelch umgeben und von einem in lange schwarze Borsten auslaufenden Innenkelch gekrönt wird. Die trichterförmige Krone geht in fünf abgerundete Zipfel aus und enthält vier Staubblätter, die im Innern der Kronröhre angewachsen sind. Vom Scheitel des Fruchtknotens steigt ein Griffel auf, und dort wird auch der im Blütengrunde sich ansammelnde Nektar ausgeschieden. Die Blüten sind stark protandrisch, indem der Griffel sich erst vollständig streckt und seine endständige

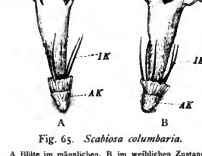
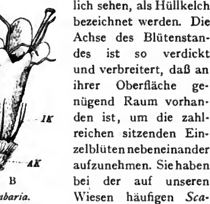



Fig. 65. *Scabiosa columbaria.*

A Blüte im männlichen, B im weiblichen Zustand; *G* Griffel, *IK* Innenkelch, *AK* Außenkelch. 6fach vergr.

Narbe entwickelt, nachdem die vorher aus der Krone hervorgetretenen Staubblätter ihre Antheren verloren haben und verwelkt sind. Die zahlreichen Besucher der Blumen (Immen, Schmetterlinge, Schwebfliegen, Augenfliegen, Käfer) können deshalb nur Fremdbestäubungen vollziehen, und die Möglichkeit der Autogamie fehlt ganz. In einem Blütenkopf befinden sich 70—80 Blüten, deren Kronen von der Mitte nach dem Rande hin an Größe zunehmen und endlich strahlend werden; die Randblüten haben Röhren von 6 mm Länge mit 2—2,5 mm weitem Eingang und Zipfel, von denen die nach außen gerichteten 7—8, die seitlichen 6, die inneren 2—3 mm lang sind; die an sie zunächst nach innen angrenzenden Kronen zeigen Röhren von 5 mm Länge mit 2 mm weitem Eingang und Zipfel von 3, 2 und 1,5 mm Länge; endlich an den mittleren Blüten ist die Kronröhre nur 4 mm lang und 1,5 mm weit und die Kronzipfel sind 1,5 mm lang. Nicht selten kommen bei *Scabiosa columbaria*, wie auch bei den verwandten Skabiosen, Stöcke mit lauter weiblichen Blütenköpfen vor, deren Blüten etwas kleiner sind als die Zwitterblüten und die Verkümmerung der männlichen Organe in verschiedenen Abstufungen zeigen.

Die an Artenzahl größte Familie der Blütenpflanzen, die *Compositae*, ist zugleich die, bei welcher durch Zusammenordnung zahlreicher Blüten zu einer Blütengesellschaft, in der binnen kürzester Zeit die in einer Ebene dargebotenen und dadurch sehr augenfällig gewordenen Blüten von Insekten abgesucht und befruchtet werden können, ferner durch die ausgeprägte Protandrie im Zusammenhang mit mancherlei anderen vorteilhaften Einrichtungen die Fremdbestäubung mit geringem Aufwand und größter Sicherheit erreicht, dabei aber die Möglichkeit der Selbstbestäubung für den Notfall sehr häufig beibehalten wird. In dieser Hinsicht dürfen wir die Blüteneinrichtung der *Compositen*, die bei allen Arten sehr viel gemeinsame Züge aufweist, zu den vollkommensten des Pflanzenreiches rechnen, wie ja diese Familie auch im Pflanzensystem an die oberste Stelle gesetzt zu werden pflegt.

Stellen wir zunächst diejenigen Verhältnisse im Bau der Köpfe und der Einzelblüten fest, die der großen Mehrzahl aller *Compositen* übereinstimmend zukommen, so finden wir

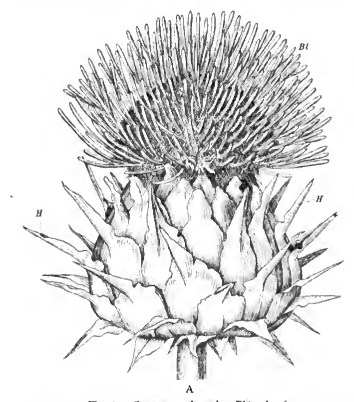


Fig. 66. *Cynara cardunculus*, Blütenkopf.
A von außen. *HH* Blätter des Hüllkelches, *Bo* Blütenboden, auf dem die Einzelblüten *Bl* eingefügt sind. Nat. Gr.

folgendes (Fig. 66). Die Anzahl der Einzelblüten, die in einem Kopf miteinander vereinigt sind, kann sehr verschieden sein und schwankt bei den Arten von sehr wenigen bis zu einigen Hunderten; ebenso ist die Größe der Blüten und der Blütenköpfe recht mannigfach: zu den winzigsten Köpfen

dürften die von *Filago minima* gehören, deren Durchmesser im aufgeblühten Zustand etwa 2 mm beträgt, während auf der andern Seite die Köpfe der Sonnenblumen (*Helianthus annuus*) einen solchen von mehr als 30 cm erreichen können. Die Augenfälligkeit auch an sich kleinerer Köpfe wird nicht selten dadurch erhöht, daß sie sich zu zusammengesetzten Blütenständen aneinanderschließen, wie das u. a. bei den Gattungen *Petasites*, *Senecio* und *Achillea* zu sehen ist, und

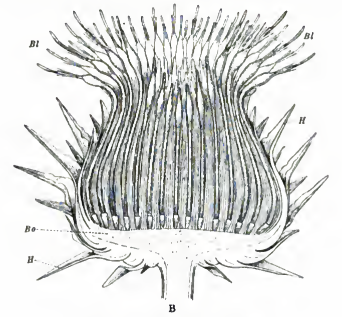


Fig. 66. *Cynara cardunculus*, Blütenkopf.
B im Längsschnitt; Buchstaben wie in Fig. A.

in einer besonders hübschen Weise beim Edelweiß (*Leontopodium alpinum*), an dessen Stengelenden die nur 4 mm im Durchmesser haltenden gelben Köpfchen meist zu 7—12 in zierlicher Anordnung nebeneinander gestellt und von den dicht darunter stehenden, schneeweiß behaarten obersten Stengel-

blättern derart umgeben sind, daß das Ganze einen Stern von 20—50 mm Durchmesser bildet. An seinem Grunde wird der Blütenkopf der *Compositen* von dem Hüllkelch abgeschlossen, der aus einer verschieden großen Anzahl von mannigfach gestalteten und angeordneten Hüllblättern besteht. Ihm fällt erstens die Aufgabe zu, die Blüten des Kopfes im Knospenzustand schützend zu umschließen, und zweitens, sie während des Blühens in bestimmter Lage zusammenzuhalten; dazu kommt noch, daß in den häufigen Fällen, wo die Köpfe die Fähigkeit besitzen, sich bei Nacht und bei ungünstiger Witterung zu schließen, die Hüllblätter an den Bewegungen der Kronen teilnehmen und sie unterstützen, und daß ihnen auch häufig die Rolle von Schutzorganen der Blüten gegen von unten ankriechende Tiere zufällt. Sie haben also in der Blütengesellschaft im wesentlichen die Funktionen übernommen, die an den gewöhnlichen Blüten dem Kelch obliegt, und so wird es verständlich, daß an den Einzelblüten der *Compositen*, wie wir alsbald sehen werden, der eigentliche Kelch verkümmert oder für eine neuartige Leistung umgeprägt ist.

Während die Hüllblätter den unteren Teil der verdickten Achse des Blütenstandes einnehmen, ist deren obere Endfläche, die bald flach, bald mäßig oder auch kegelförmig aufgewölbt ist, für die Blüten reserviert, die dicht gedrängt hier nebeneinander stehen. Diese besitzen einen unterständigen Fruchtknoten, der auf seinem Scheitel zuäußerst den zu einem häutigen Rand oder zu einem Kranz von Schuppen, Borsten oder Haaren umgebildeten Kelch, innerhalb desselben die unten in eine Röhre ausgehende Krone, und in dieser eingeschlossen den Griffel trägt. Die meisten Blüten sind zwitterig und enthalten fünf Staubblätter, deren Staubfäden im oberen Teil der Krone innen eingefügt sind; ihre fünf verhältnismäßig langen Antheren sind seitlich der ganzen Länge nach so miteinander verbunden, daß sie eine zylindrische Röhre darstellen, die sich im Innern mit Pollen füllt, weil die Antheren an ihrer Innenseite auf-

springen. Der lange fadenförmige Griffel wächst vom Fruchtknoten aus durch die ganze Kronröhre und die darüber stehende Antherenröhre hindurch, um endlich aus deren offenem Scheitel hervorzutreten und an seinem in zwei Schenkel gespaltenen Ende die Narbe darzubieten. Die Entwicklungsfolge der beiderlei Geschlechtsorgane in den Zwitterblüten spielt sich so ab, daß bereits in der dem Aufgehen nahen Knospe der Pollen in die Antherenröhre entleert wird und an der jungen, geöffneten Blüte dafür gesorgt ist, daß durch verschiedenartige, später noch genauer zu besprechende Vorrichtungen der Pollen aus der Spitze der Antherenröhre herausgefegt oder herausgepreßt wird. Erst später, nachdem in der Regel der Pollen durch besuchende Insekten abgeholt worden ist, erfolgt das Hervortreten des Griffels, der bis dahin mit zusammengelegten Schenkeln in der Blüte verborgen war, aus der Antherenröhre, die inzwischen welk geworden und zusammengesunken ist, und endlich die Ausbreitung der Griffelschenkel und die Darbietung der Narbenflächen in derselben Höhe, in der vorher der Pollen der Berührung mit dem Insektenkörper ausgesetzt gewesen war. Die Besucher kommen in der Regel an ihrer Bauchseite (sternotrib) mit den Geschlechtsorganen in Berührung und übertragen den an jüngeren Blüten gesammelten Pollen auf die Narben der älteren. Sie werden außer der Augenfälligkeit und dem Duft zum Besuch der Blumen durch deren Nektargehalt veranlaßt. Der Nektar wird von einem die Griffelbasis umziehenden, kragenartigen Wall in solcher Menge abgesondert, daß er den Grund der Kronröhre erfüllt und nicht selten in ihr so hoch emporsteigt, daß er auch von solchen Insekten erreicht werden kann, deren Rüssel zu kurz wäre, um bis auf den Grund der Blüte vorzudringen.

Eine besondere Erwähnung verdient die verschiedenartige Ausbildung, welche die Krone erfahren hat, da sie das Aussehen und die Augenfälligkeit der Blütenköpfe in hervorragendem Maße beeinflußt. Namentlich zwei Modifikationen in der Gestalt der Krone kehren bei unseren einheimischen

Compositen sehr häufig wieder, die „röhrenförmige" und die „zungenförmige". Die röhrenförmige (Fig. 66, 67, 69 C u. D, 70, 71 B) besitzt eine verhältnismäßig lange hohlzylindrische Röhre, die sich oberwärts zu einem kleinen Glöckchen erweitert und am Ende in fünf Zipfel ausläuft. Bei der zungenförmigen Krone (Fig. 68, 69 E) ist der untere röhrige Teil nur kurz, der ganze obere, viel längere Teil aber der Länge nach aufgeschlitzt und in eine flache, spitze oder am Ende drei- oder fünfzähnige „Zunge" ausgebreitet. Der Blütenkopf kann entweder aus lauter nach demselben Typus gebauten Blüten zusammengesetzt sein, und zwar aus Röhrenblüten (Fig. 66) oder aus Zungenblüten (Fig. 68), oder es können sich beiderlei Blütenformen in demselben Kopf vereinigt finden (Fig. 69 A). Ist dies der Fall, so nehmen die Röhrenblüten den mittleren Teil des Kopfes ein und bilden dort eine sog. Scheibe, die Zungenblüten dagegen sind am Rande der Blütenstandsachse angeordnet und werden zusammen als Strahl des Kopfes bezeichnet. Zur Zeit der vollen Blüte legen sich die Kronen besonders der randständigen Blüten nach außen und vergrößern dadurch den oberen Durchmesser des Kopfes, der dessen Schaufläche bildet; namentlich gilt dies für die zungenförmigen Kronen, und wenn sie einen Strahl um eine aus Röhrenblüten bestehende Scheibe bilden, so tragen sie durch auffallende Größe und oft auch durch andersartige Färbung vorzugsweise zur Augenfälligkeit des Blütenkopfes bei.

Sehr häufig unterscheiden sich die in einem Blütenkopf vereinigten Blüten auch durch verschiedenartige Ausbildung der Geschlechtsorgane voneinander, denn die Einzelblüten sind keineswegs immer, wie es oben zunächst geschildert wurde, zwitterig, sondern es finden sich häufig eingeschlechtige, meistens weibliche, seltener männliche Blüten, außerdem aber auch solche, deren Geschlechtsorgane vollkommen fehlgeschlagen sind, in der mannigfachsten Verteilung und Anordnung in den Köpfen. Die verbreitetsten Modifikationen in der Zusammensetzung der Köpfe aus zwitterigen, ein-

geschlechtigen und geschlechtslosen Blüten hat bereits Linné gekannt und zur systematischen Einteilung der Familie verwendet, die neueren Untersuchungen von Hildebrand, H. Müller, M. von Uexküll-Gyllenband u. a. haben aber gezeigt, daß die bei den *Compositen* in dieser Beziehung herrschende Mannigfaltigkeit noch weit größer ist, als man früher meinte. Wir werden im folgenden die wichtigeren Einzelfälle noch näher kennen lernen.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse dann, wenn alle Blütenköpfe der Spezies aus lauter in der Form der Kronen übereinstimmenden Zwitterblüten gebildet werden, und die vergleichenden und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen berechtigen uns zu der Anschauung, daß die Zwitterblüte, und zwar die röhrenförmige, die Urform der *Compositen*-Blüte überhaupt ist, aus der die abweichenden Kronenformen, eingeschlechtige und geschlechtslose Blüten sich nachträglich entwickelt haben. In solchen rein zwitterigen Köpfen können, was sehr häufig der Fall ist, alle Kronen zungenförmig, oder alle röhrenförmig, oder auch lippenförmig sein. Letztere Modifikation, bei der die röhrenförmige Krone oben in einen zungenähnlichen dreizähnigen und zwei kleinere einfache Zipfel ausgeht, kommt nur in der Gruppe der *Mutisieae* vor, die hauptsächlich in Amerika, besonders im südlichen, einheimisch und bei uns nicht vertreten ist.

Beispiele von *Compositen* mit Köpfen, die aus lauter gleichen, röhrenförmigen und zwitterigen Blüten zusammengesetzt sind, bieten u. a. die Gattungen *Cynara* (Fig. 66) und *Carduus*. Bei *Carduus defloratus* (Fig. 67) z. B., dessen purpurne Köpfe aus 100—200 Einzelblüten bestehen und, da die Kronen sich etwas nach außen biegen, eine Schaufläche von 25—30 mm Durchmesser besitzen, haben alle Blüten eine 7—8 mm lange Kronröhre, an die sich oben eine 5 mm lange, in fünf lineale, 6—7 mm lange Zipfel ausgehende glöckchenförmige Erweiterung anschließt; diese ist zu beiden Seiten des einen Zipfels noch auf 3 mm Tiefe gespalten, so daß selbst Insekten von nur 3 mm Rüssellänge, wenn sie hier den Kopf

einführen, den Nektar erreichen können, der in der Kronröhre bis in das Glöckchen emporsteigt. Der ins Innere der Antherenröhre entleerte Pollen wird in jungen Blüten durch den hindurchwachsenden Griffel hinausgeschafft, denn dieser ist am Grunde seiner beiden Schenkel, die jetzt noch dicht aneinanderliegen, mit einer behaarten Verdickung versehen, die den Pollen vor sich her stößt. Nach der Entleerung ziehen sich die welk gewordenen Staubblätter in das Glöckchen zurück, der Griffel wächst weiter hervor und seine Schenkel, die nur wenig an der Spitze klaffen, entwickeln an dieser Stelle und an den Längsrändern die Narbenflächen und halten sie den Besuchern in einer solchen Weise entgegen, daß diese den an ihrer Unterseite von jüngeren Blüten mitgebrachten Pollen an ihnen absetzen müssen. Zwar ist, wenn Insektenbesuch ausbleibt, spontane Selbstbestäubung möglich, da die randständigen Narbenpapillen mit benachbartem Pollen in Berührung kommen können, aber dieser Notfall wird kaum eintreten, da die Blütenköpfe von einer großen Menge von Faltern, *Hymenopteren*, Fliegen und Käfern besucht werden.



Fig. 67.
Carduus defloratus.
Einzelblüten
A im männlichen, B im weiblichen Zustand; *F* Fruchtknoten, *S* Staubbeutelröhre, *G* Griffel. 4fach vergr.

Zungenförmige Zwitterblüten setzen die Köpfe bei der ganzen Unterfamilie der danach benannten *Liguliflorae* allein zusammen. Sie haben, wie die Habichtskräuter (*Hieracium*) und die Gattungen *Leontodon, Picris, Crepis, Tragopogon, Sonchus* usw., meist eine gelbe Farbe, bei der in Fig. 68 abgebildeten Zichorie (*Cichorium intybus*)

sind sie schön himmelblau. Die Köpfe dieser Pflanze, in der bei uns häufig wild wachsenden Form auch Wegwarte genannt, breiten sich bei günstiger Witterung am frühen Morgen aus und bleiben bei Sonnenschein etwa 6 Stunden, bei bedecktem Himmel etwas länger geöffnet, um sich dann zu schließen und zu verwelken; bei schlechtem Wetter öffnen sie sich überhaupt nicht. Die Köpfe enthalten nicht sehr viele Blüten, diese entfalten aber ihre Kronen so weit, daß der obere Durchmesser des aufgeblühten Kopfes bis gegen 40 mm mißt, weithin in die Augen fällt und zahlreiche Besucher der verschiedensten Ordnungen anlockt. Die meisten von ihnen kommen auf ihre Rechnung, weil die Kronröhre kaum 3 mm lang, der in ihr geborgene, aber von den Staubfäden und der Antherenröhre verdeckte Nektar also sehr leicht zugänglich ist. Der Griffel ist an seiner Außenfläche mit schräg aufwärts gerichteten Fegehaaren besetzt, und wenn er im ersten Blütenstadium mit zusammengelegten Schenkeln durch die Antherenröhre hindurchwächst, so fegt er dabei den Pollen, der auf seiner Behaarung hängen bleibt, aus ihr heraus und bietet ihn den Besuchern dar. Dann breitet er seine beiden Schenkel auseinander und setzt die mit Narbenpapillen bedeckten, sich nach hinten

Fig. 68. *Cichorium intybus.*
A Blütenkopf von oben in nat. Größe. B unterer Teil einer Einzelblüte; *F* Fruchtknoten, *S* Staubbentelröhre, *G* Griffel mit seinen zwei Narbenästen. 4fach vergr.

zurückrollenden Narbenflächen der Berührung und Bestäubung durch Insekten aus. Im weiteren Verlauf des Blühens biegen sich die Griffelschenkel immer mehr und schließlich so weit nach unten um, daß sie mit ihren Spitzen die mit Fegehaaren bedeckte Partie berühren und sich dort mit Pollen behaften, wenn er noch nicht vollständig von Insekten abgeholt worden ist, was bei der Kürze der Blütezeit immerhin vorkommen wird. Wegen des weiten Auseinanderspreizens der Griffelschenkel können die Narben auch mit dem Pollen anderer Blüten desselben Kopfes in Berührung kommen und also durch Geitonogamie spontan bestäubt werden.

Von den Zwitterblüten aus wird der Schritt zur Entwicklung weiblicher Blüten, die mit jenen meist durch Übergänge verbunden sind, am häufigsten getan, und sehr zahlreich sind namentlich die Arten, welche weibliche Blüten mit zwitterigen in demselben Kopf, also in gynomonözischer Verteilung tragen; dabei nehmen die weiblichen Blüten, mögen sie von röhriger oder von zungenförmiger Gestalt sein, immer den Rand des Blütenkopfes ein, während die Scheibe immer von röhrenförmigen Blüten gebildet wird. Das allbekannte Gänseblümchen (*Bellis perennis*, Fig. 69), eine der häufigsten Pflanzen Europas, bietet ein Beispiel für die vielfach vorkommende Form gynomonözischer Köpfe mit zungenförmigen Strahl- und röhrenförmigen Scheibenblüten. Letztere sind hier sehr klein, nur 1—2 mm lang mit einem etwa eben so großen oberen Durchmesser im geöffneten Zustand; die von ihnen gebildete goldgelbe Scheibe ist meist 4—5 mm groß und würde sehr unscheinbar sein, wenn nicht durch die Randblüten, deren weiße oder rot überlaufene, bis 8 mm lange Zunge sich weit nach außen legt, der Durchmesser des ganzen Kopfes bis auf ca. 20 mm vergrößert würde. Übrigens sind die Dimensionen der Köpfe recht wechselnd. Bei gutem Wetter breiten sie sich flach aus, bei trüber Witterung und während der Nacht legen sie sich unter Aufrichten der Strahlblüten und der Hüllblätter zusammen (Fig. 69 B), und dies wiederholt

sich bis zum Verblühen mehrere Male. In den zwitterigen Scheibenblüten (Fig. 69 C, D) fegt wieder der Griffel beim

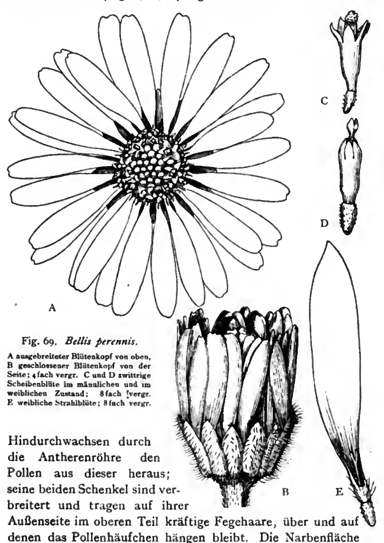


Fig. 69. *Bellis perennis.*

A ausgebreiteter Blütenkopf von oben, B geschlossener Blütenkopf von der Seite; 4fach vergr. C und D zwittrige Scheibenblüte im männlichen und im weiblichen Zustand; 8fach vergr. E weibliche Strahlblüte; 8fach vergr.

Hindurchwachsen durch die Antherenröhre den Pollen aus dieser heraus; seine beiden Schenkel sind verbreitert und tragen auf ihrer Außenseite im oberen Teil kräftige Fegehaare, über und auf denen das Pollenhäufchen hängen bleibt. Die Narbenfläche

befindet sich nicht auf der Innenseite der Griffelschenkel, sondern nimmt eine kleine Partie an deren Grund unterhalb der Fegehaare ein. Sie entwickelt sich zwar erst vollständig, nachdem der Griffel seine volle Länge erreicht hat, aber von dem darüber angehäuften Pollen wird immerhin leicht etwas abbröckeln und spontane Autogamie veranlassen können, wenn Fremdbestäubung durch Insektenhilfe ausbleiben sollte. Die zungenförmigen Strahlblüten (Fig. 69 E) besitzen gar keine männlichen Organe; der aus der sehr kurzen Kronröhre hervortretende Griffel hat schmale, weit auseinander tretende Schenkel, die keine Fegehaare tragen, da es ja hier keinen Pollen herauszufegen gibt, und sind am Rande ihrer ganzen Länge nach mit Narbenpapillen besetzt. Trotz der geringen Größe werden die Blütenköpfe des Gänseblümchens von vielen Blumeninsekten der verschiedensten Ordnungen häufig und reichlich besucht.

Mit den gynomonözischen Arten von dem hier geschilderten Bau der Blütenköpfe hängt durch Übergänge eine Gruppe von *Compositen* mit geschlechtslosen Blüten zusammen, bei denen die röhrigen Scheibenblüten von einem Strahl zungenförmiger umgeben sind, in denen sowohl die männlichen wie auch die weiblichen Organe fehlen, die also keine andere ökologische Bedeutung als die Erhöhung der Augenfälligkeit der Blumengesellschaft haben können; hierher gehören z. B. die Gattungen *Helianthus* und *Rudbeckia.*

Eine zweite Gruppe leitet sich von den Formen mit rein zwitterigen röhrenförmigen Kronen direkt ab, indem die geschlechtslos gewordenen Blüten des Strahles ihre röhrige Gestalt beibehalten — eine Struktur der Blütenköpfe, die hauptsächlich durch die große Gattung *Centaurea* vertreten ist. Bei ihr (Fig. 70) besitzen die Scheibenblüten die Form einer zylindrischen Röhre, die sich oben zu einem in 5 lange Zipfel ausgehenden Glöckchen erweitert, und sind zwitterig. Ihnen gegenüber sind die trichterförmig aussehenden Randblüten bedeutend vergrößert: bei einer häufigen Varietät

der sehr veränderlichen roten Flockenblume (*Centaurea jacea*, Fig. 70) sind z. B. an den Zwitterblüten die Röhren etwa 8, die Glöckchen 3 und deren lineale Zipfel 5 mm lang, die Strahlblüten haben dagegen Röhren von 16 mm Länge, die sich in 10—14 mm lange Zipfel auflösen; in diesen Strahlblüten ist von Geschlechtsorganen außer einem ganz verkümmerten unterständigen Fruchtknoten gar nichts vorhanden, und auch Nektar sondern sie nicht aus. Aber indem sie sich nach außen biegen, vergrößern sie natürlich die obere Schaufläche der Blumengesellschaft bedeutend. An den Zwitterblüten der *Centaurea*-Arten können wir die schon vielfach studierte Reizbarkeit der Staubfäden wahrnehmen, welche diese Gattung mit anderen der Unterfamilie der *Cynareen* und auch der *Liguliforen* gemeinsam hat, und welche die Herausbeförderung des Pollens aus der Staubfadenröhre bei Insektenbesuch veranlaßt. Sobald nämlich die im ungereizten Zustand nach außen konvex gebogenen, mit Haaren besetzten Filamente (Fig. 70 C und D) an diesen „Fühlhaaren" berührt werden, was nicht selten durch den Rüssel oder die Beine der die Blüten besuchenden Insekten

Fig. 70. *Centaurea jacea.*

A geschlechtslose Strahlblüte. B zwittrige Scheibenblüte im männlichen Zustand; 4fach vergr. C Staubblätter einer Zwitterblüte im ungereizten Zustand, D dieselben im gereizten Zustand; 4fach vergr. E Fruchtknoten mit darauf stehendem, aufgeschnittenem Kronengrund *K*, der Basis des Griffels *G* und dem Nektarkragen *N*; 8fach vergr.

geschieht, so strecken sie sich gerade und verkürzen sich so stark, daß, weil sie am unteren Ende des Glöckchens festgewachsen sind, die Antherenröhre abwärts gezogen wird. Geschieht das in jungen Blüten, in denen der Griffel noch nicht aus der Antherenröhre herausgewachsen ist, so wirkt dieser, der in der Blüte starr und unveränderlich feststeht und unter seinen beiden Schenkeln mit einem Ring schräg aufwärts gerichteter, steifer und bis an die Innenwand der Antherenröhre reichender Haare besetzt ist, auf den zusammengehäuften Pollen wie der Kolben einer Spritze und drückt ihn aus der oberen Öffnung der Antherenröhre heraus, wo er auf den Bauch des Insektes gerät, welches die Reizung der Staubfäden verursacht hat. Später, in der Regel nachdem der Pollen vollständig abgeholt worden ist, wächst in der gewöhnlichen Weise der Griffel hervor und breitet seine Schenkel so weit auseinander, daß die an der Innenfläche stehenden Narbenpapillen zugänglich werden. Spontane Autogamie und Geitonogamie sind hier ausgeschlossen und auch bei dem reichen Besuch von Bienen, Hummeln, Wespen, verschiedenartigen *Dipteren* und Faltern, der den Blumen zuteil wird, entbehrlich.

Noch in einer andern Hinsicht ist die Blüteneinrichtung von *Centaurea jacea* merkwürdig. Sie ist nämlich in der Ausbildung und Verteilung der Geschlechter einer Veränderlichkeit fähig, die nach den Beobachtungen von H. Müller bis zur Zweihäusigkeit führen kann. Der genannte Forscher fand zunächst eine Form, bei der alle Blüten des Kopfes ungefähr von gleicher Gestalt und zwitterig sind, und die er als ursprüngliche Stammform ansieht. Von ihr aus haben sich Varietäten entwickelt, die auf der einen Seite eine Neigung zum Weiblichwerden, anderseits eine solche zum Männlichwerden erkennen lassen. Die Köpfe der ersteren zeigen zunächst eine Verkleinerung der Randblüten und Unterdrückung der männlichen Organe, auf einer weiteren Stufe Weiblichwerden und Verkleinerung aller Blüten des Kopfes, endlich neben kleinen weib-

lichen Scheibenblüten strahlend vergrößerte geschlechtslose Randblüten. Der Übergang zur Männlichkeit der Köpfe vollzieht sich so, daß zuerst strahlende weibliche, dann strahlende geschlechtslose Randblüten (wie oben als häufigster Fall geschildert) neben zwitterigen Scheibenblüten auftreten, und zuletzt die Randblüten geschlechtslos bleiben, aber sich noch weiter vergrößern und bisweilen aus Purpurrot in Weiß umfärben, während die Scheibenblüten sich ebenfalls vergrößern und der Funktion nach männlich werden. Die von der anfänglich beschriebenen Form, die auch für andere *Centaurea*-Arten typisch ist, abweichenden scheinen selten

A B C D

Fig. 71.
Tussilago farfara.
A blühender Sproß in nat. Gr. B männliche Scheibenblüte, C deren Pistill mit Nektarkragen, D weibliche Strahlblüte; 4fach vergr.

vorzukommen, bieten aber als Dokumente für die schrittweise Umwandlung einer zwitterigen in eine diözische Pflanze großes Interesse.

Bei einigen *Compositen* hat sich die Verwandlung der ursprünglichen Zwitterblüten zu eingeschlechtigen bereits so vollständig vollzogen, daß zwitterige gar nicht mehr vorkommen. Dabei kann die Verteilung der männlichen und weiblichen Blüten entweder monözisch oder diözisch sein. Die erste Möglichkeit findet sich beim Huflattich (*Tussilago farfara*, Fig. 71) verwirklicht, dessen goldgelbe Köpfe bei uns die ersten Vorboten des nahenden

Frühlings sind. Sie haben meist 20—25 mm im Durchmesser, vergrößern sich während des Blühens noch durch Wachstum der Kronen und schließen sich bei Nacht und ungünstiger Witterung. In einem Kopf befinden sich in der Mitte 30—40 scheinzwitterige männliche Blüten, um sie sind in mehreren Reihen 200—300 weibliche angeordnet. Da wie bei allen *Compositen*-Köpfen das Aufgehen der Blüten am Rande beginnt und nach der Mitte hin fortschreitet, so öffnen sich die männlichen Blüten in der Mitte viel später als die äußeren weiblichen, und jeder Kopf ist also metandrisch — eine Einrichtung, durch welche die Kreuzung verschiedener Blütenstände begünstigt wird. Die weiblichen Blüten (Fig. 71 D) sind nektarlos und haben eine 3 mm lange Kronröhre, die in einen 6—8 mm langen, schmal-zungenförmigen, nach außen gebogenen Zipfel übergeht; der Griffel ragt 2—3 mm weit aus der Röhre hervor und teilt sich am Ende in 2 etwa ½ mm lange, auf der Innenfläche die Narben tragende Schenkel. Die männlichen Blüten (Fig. 71 B) haben Kronen, die aus einer Röhre und einem Glöckchen bestehen, Fruchtknoten mit verkümmerter Samenanlage und einen Griffel, der aber nur noch als Fegeapparat zum Herausschaffen des Pollens aus der Antherenröhre dient (Fig. 71 C): seine Griffeläste bleiben fast bis zur Spitze miteinander verwachsen und sind an ihrer Außenseite oben dicht mit kurzen Fegehaaren besetzt; an seinem Grunde ist der Griffel von einem gelben, Nektar absondernden Ring umgeben. Da die Blütenköpfe wenigstens in den ersten Tagen sich gegen Abend dadurch schließen, daß die weiblichen Randblüten sich gegen die Mitte zusammenlegen, so können deren Narben sich an dem Pollen der mittleren Blüten durch spontane Geitonomie bestäuben. Übrigens werden die Köpfe des Huflattichs trotz der frühenBlütezeit von verschiedenen Bienen, Hummeln, Fliegen und Schmetterlingen reichlich besucht.

Als diözisch gelten die Blüten der Himmelfahrtsblume (*Antennaria dioica*) nicht ganz mit Recht, denn, wie nament-

lich v. Uexküll-Gyllenband nachgewiesen hat, es kommen in den weiblichen und noch häufiger in den männlichen Köpfen sowohl Zwitterblüten wie Übergänge von diesen zu eingeschlechtigen vor. Die kleinen Köpfe der Pflanze verdanken ihre Augenfälligkeit viel weniger den kleinen und unscheinbaren Blüten als den weiß oder rosa gefärbten Hüllblättern. Alle Blüten sind von röhrenförmiger Gestalt, die weiblichen aber so eng, daß sie fadenförmig aussehen, während die Krone der männlichen in ein Glöckchen ausgeht. Beiderlei Blüten enthalten Nektar, die Staubfäden der männlichen sind reizbar, so daß infolge ihrer Krümmung der in der Antherenröhre liegende, in seinem ganzen obersten Teil mit Fegehaaren besetzte Griffel, der keine Narbe entwickelt, die Hinausbeförderung des Pollens veranlaßt.

Höchst merkwürdig verhält sich eine andere *Antennaria*-Art, die nordische *A. alpina.* Ursprünglich zweihäusig, entwickelt sie jetzt nur noch weibliche Stöcke, während die männlichen ausgestorben sind und nur zuweilen wieder ein Rückschlag eintritt und ein männlicher Stock erzeugt wird. Eine geschlechtliche Befruchtung ist also bei dieser Pflanze unmöglich; da sie aber immer entwicklungsfähige Samen produziert, so mußte man auf die Vermutung kommen, daß hier einer von den im Pflanzenreich sehr seltenen Fällen von Parthenogenesis vorliegt. Erst i. J. 1898 wurde indessen von H. O. Juel der Nachweis geliefert, daß in der Tat im Embryosack, der zur Zeit der vollen Entwicklung die normale Struktur zeigt, die Eizelle den Embryo hervorbringt, ohne befruchtet worden zu sein, ja daß bei *Antennaria alpina* überhaupt Bestäubung und Befruchtung niemals vorkommt, sondern regelmäßig Parthenogenesis stattfindet. — Hierbei mag bemerkt werden, daß gerade in der Familie der *Compositen* später noch andere Fälle von Parthenogenesis bekannt geworden sind: i. J. 1903 wiesen C. Raunkiär für die *Taraxacum*-Arten, C. H. Ostenfeld und C. Raunkiär für *Hieracium*, also zwei unserer verbreitetsten und häufigsten Kompositengattungen, denselben Vorgang nach. Be-

sonders auffallend ist bei diesen Pflanzen, daß so gut wie gar keine Reduktion der männlichen Organe, die doch ganz überflüssig geworden sind, in ihren mit zungenförmigen Kronen versehenen und morphologisch durchaus zwitterigen Blüten eingetreten ist; nur selten und vereinzelt sind weibliche Formen aufgefunden worden.

In andrer Hinsicht bemerkenswert sind die eigentümlichen Blütenverhältnisse des mit *Antennaria* nahe verwandten Edelweißes (*Leontopodium alpinum*), bei dem sich aus röhrenförmigen Zwitterblüten nicht nur weibliche und männliche, sondern außerdem auch noch geschlechtslose Nektarblüten herausgebildet haben. Diese kommen in den Köpfen in den mannigfachsten Kombinationen mit Ausnahme rein zwitteriger Blütenstände und in bestimmter Beziehung zur geographischen Verbreitung der Pflanze vor. In den alpinen Gegenden Europas sind nämlich alle Exemplare rein monözisch, die in den Ebenen und Gebirgen Asiens wachsenden und die bei uns in der Ebene kultivierten zeigen dagegen eine große Mannigfaltigkeit in der Geschlechterverteilung, auf die im einzelnen einzugehen hier zu weit führen würde. Von den Zwitterblüten führen Übergänge nicht nur zu den fadenförmigen, rein weiblichen und zu den scheinzwitterigen männlichen, sondern auch zu den in der Form den männlichen ähnlichen Nektarblüten, die sich in den Köpfen nur in Kombinationen mit zwitterigen und weiblichen, nicht aber mit männlichen Blüten vorfinden und rudimentäre weibliche, aber keine männlichen Organe enthalten. Nektar können aber auch alle übrigen Blütenformen absondern, und zwar besitzen stets diese Fähigkeit die mittleren Blüten eines Kopfes, mögen es nun zwitterige, weibliche oder männliche sein, während bei den fadenförmigen weiblichen Randblüten die Nektardrüsen rudimentär werden oder verschwinden.

Mit dem Edelweiß ist in bezug auf das Vorhandensein von viererlei Blütenformen, die wieder durch Übergänge miteinander im Zusammenhang stehen, die Gattung *Petasites* zu vergleichen, deren Arten in der Hauptsache diözisch,

aber mit Hinneigung zur Monözie und zur Ausbildung von Zwitterblüten in ganz zwitterigen Köpfen oder neben männlichen oder weiblichen Blüten sind. Nektarblüten treten auch hier nur in Kombination mit zwitterigen und weiblichen Blüten auf, die rein weiblichen Blüten produzieren keinen Nektar.

Überblicken wir die Reihe der Blüteneinrichtungen bei den Blumengesellschaften der *Compositen*, soweit sie hier an einzelnen Typen geschildert werden konnten, so zeigt sich unverkennbar, wie von den ursprünglicheren mit lauter gleichgestalteten Zwitterblüten versehenen Köpfen eine reiche Differenzierung der Blüten durch fortschreitende Arbeitsteilung erreicht wird, und die Funktionen der Pollenproduktion, der Samenbildung, der Nektarabsonderung und der Herbeiführung von Augenfälligkeit immer mehr auf verschiedene Blütenformen der Gesellschaft verteilt werden. Von diesem allgemeinen Entwicklungsgange innerhalb der Familie schließen sich einzelne Gruppen wie Sonderlinge aus, die sich in einer Rückwärtsbewegung gefallen: außer den zur Parthenogenese übergegangenen Arten sind in dieser Hinsicht besonders die Glieder der Gattung *Artemisia* zu nennen, bei denen sich schrittweise und in verschiedenem Grade eine Rückkehr zur Gruppe der Pollenblumen und selbst der Windblütler vollzogen hat.

Alle uns bis jetzt bekannt gewordenen Blumenklassen stimmen untereinander darin überein, daß sie nur die allgemeinen Merkmale der Insektenblütigkeit, aber keine erkennbaren Anpassungen an einen bestimmten, eng begrenzten Besucherkreis zeigen. Nichtsdestoweniger spricht sich in der dargestellten Reihenfolge der Blumengruppen auch eine Stufenfolge von einfacheren zu vervollkommneten Blüteneinrichtungen deutlich genug aus, und gibt sich eine fortschreitende Beschränkung der anfangs allgemein zugänglichen Blumennahrung auf die blumentüchtigeren und

intelligenteren Besucher kund, insbesondere durch tiefere Bergung des Nektars und durch Vorherrschen gewisser Blumenfarben. So wie wir früher mit Loew unter den Blumen besuchenden Insekten die Gruppen der allotropen, hemitropen und eutropen unterschieden haben, so können wir diese Begriffe in ähnlicher Weise auch auf die Blumen anwenden. Wir verstehen dann unter allotropen Blumen diejenigen, die den verschiedensten Insektenkategorien unbeschränkten Zutritt zum Blüteninnern und den darin enthaltenen Genußmitteln gewähren, wobei sie denn gelegentlich bestäubt werden. Zu diesen dürfen wir die Pollenblumen (*Po*), die Blumen mit allgemein zugänglichem (*A*) und mit halb geborgenem Nektar (*AB*) rechnen. Die Blumenklasse mit völlig geborgenem Nektar (*B*) mit Einschluß der Blumengesellschaften (*B'*) zeigt Einrichtungen, wodurch sehr zahlreiche, namentlich kurzrüsselige Insekten vom Nektargenuß ausgeschlossen werden: wir können sie passend als hemitrope Blumen bezeichnen. Im folgenden haben wir uns mit den eutropen Blumen zu beschäftigen, d. h. mit denen, welche sich in einseitiger Weise der Bestäubung durch bestimmte größere oder kleinere Gruppen von Insekten unter mehr oder weniger vollständigem Ausschluß der übrigen angepaßt haben und deshalb nach den Namen ihrer Bestäuber benannt werden.

KAPITEL XI.

DIE DIPTERENBLUMEN (D).

Die Blumenklasse *D* enthält eine Reihe von Gruppen mit sehr verschiedenartigen Blüteneinrichtungen, die an und für sich in der Regel nicht erkennen lassen, daß sie auf *Dipteren* berechnet sind, sondern sich erst durch Beobachtung des tatsächlich ihnen zuteil werdenden Insektenbesuchs als hierher gehörig enthüllen. Deswegen hat die von Delpino für die Dipterenblumen unter Zugrundelegung ihrer Besucherklassen gegebene Gruppierung in Kleinfliegenblumen *(Micromyiophilae)*, Aasfliegenblumen *(Sapromyiophilae)* und Großfliegenblumen *(Macromyiophilae)* viel für sich. Indessen wird sich eine leichtere Übersicht über den vorhandenen Formenreichtum ergeben, wenn wir die Einteilung nach den verschiedenen Typen der Blüteneinrichtung vornehmen. Danach können wir offene zierliche Fliegenblumen, trübfarbige Fliegenblumen, Täuschblumen, Kesselfallenblumen und Klemmfallenblumen in dieser Klasse unterscheiden, wobei wir einige in ihrer Deutung noch zweifelhafte Blüteneinrichtungen beiseite lassen.

Die erste dieser Gruppen, die der offenen, zierlichen Fliegenblumen enthält aktinomorphe Blüten mit leicht zugänglichem Nektar und von weißer, hellrötlicher oder himmelblauer Farbe, die etwas besonders Anziehendes für Schwebfliegen haben müssen, denn sie werden fast ausschließlich von solchen besucht. Sie zweigen sich von den Blumenklassen *A* und *AB* ab und sind mit ihnen durch manche Übergänge verbunden. Der Charakter dieser Schwebfliegenblumen tritt deutlich an den Arten von *Veronica* (Fig. 72) hervor, deren Krone unten eine kurze Röhre trägt und im

übrigen sich flach ausbreitet. Sie ist fast aktinomorph, nur der untere der 4 Zipfel schmäler als die übrigen, dabei lebhaft gefärbt und mit einem Saftmal in Form von dunkleren, in den Blütengrund zeigenden Linien geziert, am Eingang zur Kronröhre oft mit einem zur sonstigen Farbe kontrastierenden Ring versehen. Der Nektar, zu dem durch diese Zeichnungen den Insekten der Weg gewiesen wird, findet sich im Blütengrunde, wo er von einer drüsigen Unterlage des oberständigen Fruchtknotens abgesondert und durch eine Behaarung an der Innenseite der Kronröhre als Saftdecke geschützt wird. Die Kronen pflegen sich in einer ungefähr senkrechten Ebene auszubreiten, die Geschlechtsorgane stehen weit hervor, so daß die Insekten, die sich auf der Blüte niederlassen, sich am bequemsten an ihnen anklammern und festhalten; der von der Fruchtknotenspitze entspringende, fadenförmige oder nach oben schwach verdickte Griffel ist schräg abwärts gerichtet, die beiden im Kronenschlund befestigten Staubblätter stehen weiter oben nach beiden Seiten aus der Blume heraus. Fliegt ein Insekt, um Nektar zu saugen, auf der Blüte an, so berührt es gewöhnlich mit seiner Unterseite zuerst die auf der Griffelspitze ihm entgegengestreckte rundliche Narbe und klammert sich dann mit seinen Vorderbeinen an den Staubfäden an. Diese sind aber an ihrem Grunde verdünnt und deshalb leicht beweglich: sie behalten ihre ursprüngliche Stellung nicht bei, sondern das Insekt schlägt sie sich unter dem Bauche zusammen und belädt sich dort mit Pollen, der bei Besuch einer andern Blüte auf der Narbe abgesetzt wird. Die Narbe steht in der Regel außerhalb der Fallinie des Pollens, aber bei der kurzen

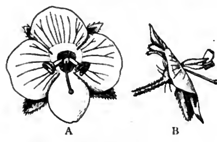


Fig. 72. *Veronica Tournefortii.*
A Blüte von vorn, B von der Seite. 4fach vergr.

Dauer der Blumen ist doch die Möglichkeit spontaner Autogamie, besonders unter ungünstigen Witterungsverhältnissen, nicht wohl zu entbehren; sie findet an nicht völlig geöffneten Blüten durch Berührung der Narbe mit den geöffneten Antheren statt. Übrigens ist bei vielen Arten der Eintritt von Allogamie durch protogynisches oder protandrisches Blühen begünstigt, bei anderen wiederum Selbstbestäubung durch geringere gegenseitige Entfernung von Antheren und Narbe erleichtert. Außer Schwebfliegen und andern *Dipteren* finden sich an den Blüten der *Veronica* - Arten auch verschiedene Immen und je nach der Augenfälligkeit und Häufigkeit der Blumen, sowie nach der Tiefe der Nektarbergung Schmetterlinge u. a. ein, von denen letztere aber wohl nur wenig Bestäubungen vollziehen.

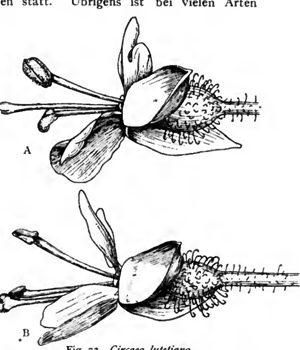


Fig. 73. *Circaea lutetiana.*
Blüte von der Seite, A im männlichen, B im weiblichen Zustand. 8fach vergr.

Trotzdem sie in systematischer Beziehung mit der *Scrophulariaceen*-Gattung *Veronica* gar keine Verwandtschaft besitzen, zeigen die *Circaea*-Arten (Fig. 73) in der Blüten-

einrichtung eine große Ähnlichkeit mit ihnen. Auch hier stellen sich die 2 Kelchblätter und die mit ihnen abwechselnden 2 weißen oder hellrötlichen, zweispaltigen Kronblätter in eine annähernd senkrechte Ebene, aus deren Mitte der von dem unterständigen Fruchtknoten entspringende Griffel und die beiden seitlich angeordneten, nach unten sich allmählich verjüngenden Staubblätter divergierend hervorstehen, und die Schwebfliegen und andere *Musciden*, die als alleinige Besucher der Blüten beobachtet sind, führen in der Regel in der für *Veronica* geschilderten Weise die Bestäubung aus, indem sie auf dem etwas weiter vorragenden und tiefer stehenden Griffel anfliegen und dann beim Vorrücken gegen den Blütengrund die Staubfäden am Grunde ergreifen und sich die Antheren gegen die Unterseite des Körpers schlagen. Fremdbestäubung wird durch schwache Protandrie der Blüten begünstigt, spontane Autogamie findet nur ausnahmsweise am Ende des Blühens durch Berührung der welk gewordenen Antheren mit der noch frischen Narbe statt. Der Nektar wird in den Blumen, die durch eine hakige Behaarung ihrer Stiele und namentlich des Fruchtknotens gegen von unten aufkriechende Insekten geschützt sind, in reichlichem Maße von einem die Griffelbasis umgebenden fleischigen Ringe abgesondert und liegt offen im Blütengrunde.

Durch stark ausgeprägte Dichogamie, am häufigsten Protandrie, zeichnen sich diejenigen *Saxifraga*-Arten aus, welche in die hier geschilderte Gruppe der Fliegenblumen gehören, nämlich die große Anzahl der vorzugsweise im Hochgebirge wachsenden mit offen liegendem Nektar und rein weißen oder durch gelbe oder rote Pünktchen gesprenkelten Kronen. Eine der zierlichsten Formen unter ihnen ist *S. stellaris* (Fig. 74), die in den Alpen an quelligen Plätzen nicht selten wächst, und deren Blüten fast ausschließlich von *Dipteren*, vorzugsweise *Musciden* besucht werden. Die 5 milchweißen Blätter ihrer bisweilen etwas zygomorphen Krone sind mit je 2 orangegelben runden Fleckchen geziert und breiten sich schräg aufwärts zu einem

Stern von 9—10 mm Durchmesser auseinander. Der Kelch ist nach unten zurückgeschlagen, der Fruchtknoten oberständig und an seinem Grunde von einem purpurfarbigen Nektarium ringförmig umgeben; 5 Staubblätter wechseln mit den Kronblättern ab, ebensoviele stehen vor ihnen. Die Blüten sind in den Alpen so stark protandrisch, daß spontane Selbstbestäubung nicht stattfinden kann. Zuerst öffnen sich in der frisch aufgegangenen Blüte einzeln oder einige miteinander die Antheren der äußeren, mit den Kronblättern abwechselnden Staubblätter und ihre Filamente biegen sich gegen die Mitte der Blume, um sich nach dem Verstäuben des Pollens wieder nach außen zurückzulegen; nachher folgen in derselben Weise die Staubblätter des inneren Kreises. Erst nachdem alle Staubblätter abgeblüht sind und sich wieder von dem Pistill weggebogen haben, beginnen die 2 kurzen Griffel zu wachsen und ihre Narben zu entwickeln. Im hohen Norden, wo der Insektenbesuch für die Blumen unsicher wird, zeigen sie nur schwache Protandrie oder

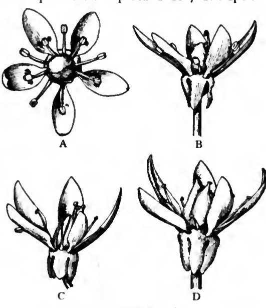


Fig. 74. *Saxifraga stellaris.*
A und B junge Blüte von oben und von der Seite im Anfang des männlichen Zustandes; C ältere, aber noch im männlichen Zustand befindliche Blüte; D alte Blüte im weiblichen Zustand. 4fach vergr.

Homogamie oder auch Protogynie und ermöglichen dadurch den Eintritt von spontaner Selbstbestäubung. Abgesehen von diesem Verhalten sind alle untersuchten *Saxifraga*-Arten mit weißen, gelb oder rot gesprenkelten Kronblättern protandrisch; der Nektar findet sich immer im Blütengrunde und wird bei den Arten mit halbunterständigem Fruchtknoten von einer fleischigen Zone der Fruchtknotenwand, bei den Arten mit unterständigem Fruchtknoten von dessen Scheitel ausgeschieden.

Die Gattung *Saxifraga* bietet uns in der im Hochgebirge am Ufer von Bächen und an ähnlichen nassen Orten sehr häufigen *S. aizoides* auch ein Beispiel für die Gruppe der trübgefärbten Fliegenblumen. Ihre Blüten (Fig. 75) sind ebenfalls ausgeprägt protandrisch, die Kronblätter goldgelb bis orangerot gefärbt und mit zahlreichen dunkleren Fleckchen besetzt, das Nektarium ist gelb, wie auch die Staubfäden, der Pollen feuerrot. Die Blumen erhalten außerordentlich zahlreichen Insektenbesuch, worunter aber die Fliegen, von denen mehr als 100 verschiedene Arten als Besucher bemerkt worden sind, bei weitem überwiegen.

Dieselbe eigentümliche Färbung der Krone kehrt bei einer andern Fliegenblume der Alpen, der zu den *Scrophulariaceen* gehörigen *Tozzia alpina*, wieder. Deren Blumen sind schwach protogynisch und zeigen eine ganz andere Bestäubungseinrichtung als die *Saxifragen*, aber die Anlockung der Fliegen geschieht hier offenbar auch durch die Farbe der Krone. Sie ist verwachsenblättrig, geht in 5 untereinander fast gleiche Zipfel aus und ist intensiv gelb mit dunkelpurpurnen kleinen Flecken auf den 3 unteren Zipfeln.

Eine trübgelbe oder grünlichgelbe Farbe ist es auch bei zahlreichen Arten der im Habitus der ganzen Pflanze wie im Bau der sehr sonderbaren Blüten die merkwürdigsten Unterschiede zeigenden Gattung *Euphorbia*, wodurch die Anlockung der *Dipteren* erfolgt. Die Blumen der mehr als 600 Arten zeigen in ihrer Struktur insofern eine Übereinstimmung, als man im Innern einer becher- oder kreiselförmigen

Hülle ein Pistill und in seinem Umkreise eine Anzahl von Staubblättern wahrnehmen kann: ein Gebilde, das man zunächst für eine einfache Blüte ansehen würde und früher

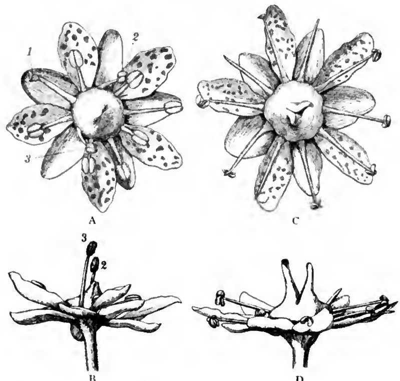
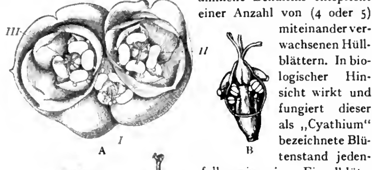


Fig. 75. *Saxifraga aizoides.*

A und B junge Blüte von oben und von der Seite im männlichen Zustand, ein Staubblatt (1) verblüht und nach außen gelegt, zwei andre des äußeren Kreises (2 u. 3) aufgerichtet mit geöffneten Antheren, die übrigen niedergestreckt mit noch geschlossenen Antheren; C und D alte Blüte im weiblichen Zustand, alle Staubblätter niedergelegt und abgeblüht, Griffel und Narben entwickelt. 4fach vergr.

auch für eine solche gehalten hat (Fig. 76). Einigermaßen auffallend ist höchstens, daß der Fruchtknoten auf einem Stiel steht und die Staubblätter, die sich einzeln und in ganz unbestimmter Reihenfolge entwickeln, an ihrem Filament

eine gelenkartige Stelle tragen. Aus einer Vergleichung mit den Blütenverhältnissen der übrigen ***Euphorbiaceen*** ergibt sich, daß die scheinbare Blüte in Wirklichkeit als ein cymöser Blütenstand aufgefaßt werden muß, an dem jedes gestielte Pistill eine weibliche Blüte und jedes Staubblatt eine nackte männliche Blüte darstellt; das einem Kelche ähnliche Behältnis entspricht einer Anzahl von (4 oder 5) miteinander verwachsenen Hüllblättern. In biologischer Hinsicht wirkt und fungiert dieser als „Cyathium" bezeichnete Blütenstand jedenfalls wie eine Einzelblüte. Bei den einheimischen und im Mittelmeergebiet wachsenden ***Euphorbien*** sind die Cyathien meist an den Spitzen der doldig oder gabelig verzweigten Stengel angeordnet, von gelber bis grüner Farbe und oft durch Zusammenhäufung und durch lebhaftere Färbung der obersten Blätter von erhöhter Augenfälligkeit. An der Hülle findet die Absonderung und Darbietung von offen liegendem Nektar statt (Fig. 76 A); sie trägt nämlich an ihrem oberen Rand 4, seltener 5 oft lebhaft gefärbte Anhängsel, die bei den einzelnen Arten von sehr verschiedener Gestalt sind und an ihrer drüsigen Oberfläche sich mit einer dünnen Nektarschicht



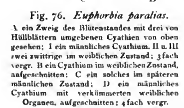


Fig. 76. ***Euphorbia paralias.***

A ein Zweig des Blütenstandes mit drei von Hüllblättern umgebenen Cyathien von oben gesehen; I ein männliches Cyathium. II u. III zwei zwittrige im weiblichen Zustand; 3fach vergr. B ein Cyathium im weiblichen Zustand, aufgeschnitten; C ein solches im späteren männlichen Zustand; D ein männliches Cyathium mit verkümmerten weiblichen Organen, aufgeschnitten; 4fach vergr.

bedecken. An allen Arten finden sich Fliegen aus verschiedenen Familien als Besucher und Bestäuber ein, während die Besuche von *Apiden*, Wespen und Käfern mehr zufällig und ohne besondere Bedeutung sind. Durch die auf den Cyathien sich bewegenden Fliegen wird vorzugsweise Fremdbestäubung bewirkt, weil die Cyathien ausgeprägt protogynisch sind: in jedem treten zuerst, wenn die Staubblätter in der zusammenschließenden Hülle noch verborgen sind, die 3 mit zweispaltigen Narben versehenen Griffel hervor und erst später, wenn das befruchtete Pistill sich durch Verlängerung seines Stieles nach unten aus dem Cyathium herausgebogen hat, kommen die Staubblätter aus der Hülle heraus. Bei manchen Arten wird die Kreuzung noch dadurch begünstigt, daß an den zuerst sich entwickelnden Cyathien die Pistille fehlschlagen (Fig. 76 D), so daß diese männlichen Blüten den Pollen für die ersten geschlechtsreifen Narben liefern können, während die obersten, zuletzt aufblühenden Cyathien nur Pistille enthalten.

Sehr merkwürdig ist die verschiedenartige Ausbildung, welche die Nektarien der Hülle bei den *Euphorbia*-Arten annehmen können: bei vielen, namentlich amerikanischen und indischen Arten haben sie kronenartige Anhängsel, in anderen Fällen bekommen sie eine auffallende Größe und ein ganz abenteuerliches Aussehen. So werden z. B. im Hanburyschen Garten in La Mortola einige aus dem Kapland stammende *Euphorbien* vom Habitus kleiner Kakteen kultiviert, von deren einer, *E. anacantha*, ein Cyathium in Fig. 77 dargestellt ist. Es befindet sich bereits im späteren, männlichen Zustand und besitzt einen Durchmesser von fast 20 mm. Seine Hülle geht in 5 nach innen gebogene, am Rande gefranzte Zipfel und 5 mit ihnen abwechselnde, flach nach außen gelegte Nektarien aus. Die Zipfel haben, ebenso wie die Geschlechtsorgane, eine rotbraune Farbe und tragen einen hellen Saum; die Nektarien sind dick und runzelig, enden nach außen in meist 3, seltener nur 2 längliche Fortsätze und tragen an ihrer inneren Seite einen

heraufgebogenen und über eine grubige Vertiefung sich legenden Lappen. Diese Nektarien sind etwa 6 mm lang und in ihrer unteren, ungeteilten Partie 3—5 mm breit, haben

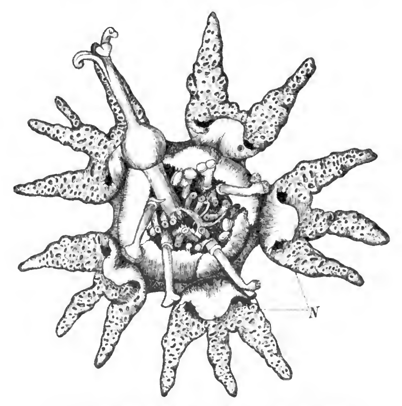


Fig. 77. *Euphorbia anacantha*, ein Cyathium von oben gesehen.
N die als Schauapparate und Nektarien dienenden Anhängsel der Hülle. 6fach vergr.

eine grauweiße Farbe und sind mit Ausnahme der aufgebogenen Lappen mit rotbraun gefärbten Grübchen besetzt; sie scheiden nicht an ihrer ganzen Oberfläche, sondern nur in der von dem Läppchen überdeckten Vertiefung Nektar aus, und zwar so reichlich, daß er nicht bloß die Vertiefung

ausfüllt, sondern auch zu beiden Seiten des Läppchens in Form eines großen Tropfens hervorquillt. Im Garten der Mortola waren sehr kleine Ameisen, die vollständig in die Vertiefung des Nektariums hineinkriechen konnten, mit der Ausbeutung des Nektars beschäftigt, aber die normalen Bestäuber der Pflanze in ihrer Heimat dürften, nach der Farbe der Cyathien zu urteilen, wohl auch Fliegen sein.

Bei andern *Euphorbien*, wie z. B. der aus Madagaskar stammenden *E. splendens* (Fig. 78), wird die Augenfälligkeit der schön rot gefärbten Blumen noch durch einen extrafloralen Schauapparat in Gestalt von 2 großen, scharlachroten Hochblättern sehr gehoben; ob diese Formen auch von Fliegen bestäubt werden, ist nicht bekannt.

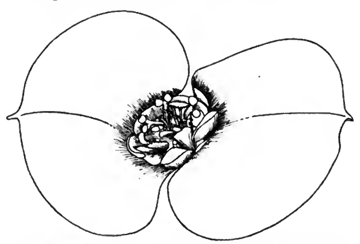


Fig. 78. *Euphorbia splendens*, ein von zwei großen scharlachroten Hüllblättern umgebenes Cyathium. 6fach vergr.

Aber als Lockfarbe für solche dient nicht nur die trübgelbe oder grünliche, sondern auch bräunliche, fahle und graue Blumen werden von Fliegen mit Vorliebe aufgesucht. Solche Farben finden sich häufig bei den wie Einzelblumen erscheinenden Blütenständen der *Araceen*, deren Augenfälligkeit durch

die Größe und Färbung des oft röhrig oder dütenförmig gestalteten Hüllblattes bewirkt wird, welches als Blütenscheide (Spatha) den kolbenförmigen Blütenstand am Grunde umgibt und mehr oder weniger vollständig einschließt. Eine recht einfache, hierher gehörige Blüteneinrichtung zeigt die bei uns in Brüchen und Sümpfen zerstreut vorkommende Schlangen-

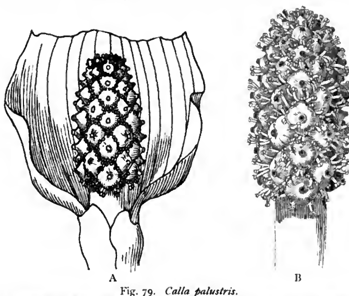


Fig. 79. *Calla palustris.*

A Blütenstand im ersten weiblichen Zustand, Narben entwickelt, Antheren noch geschlossen, oberer Teil des Hüllblattes abgerissen; B Späterer männlicher Zustand, Narben vertrocknet, Staubfäden ausgewachsen, Antheren geöffnet; Hüllblatt entfernt. 2fach vergr. Nach Kirchner in Lebensgesch. der Blütenpflanzen.

wurz (*Calla palustris*, Fig. 79). Ihre Kolben sind am Grunde von einem herzförmigen Hüllblatt umgeben, welches ihn im Knospenzustand vollständig einschließt, sich später aber so aufrollt, daß der ganze Kolben frei wird; es ist auf der Rückseite grün, auf der vorderen weiß gefärbt. Die Achse des Kolbens ist dicht mit Blüten besetzt, die mit Ausnahme der obersten, in denen eine Verkümmerung des weiblichen Organes stattgefunden hat, zwitterig sind. Die Blüten sind

nackt und bestehen aus meist 6 Staubblättern und einem von ihnen umschlossenen Fruchtknoten mit sitzender Narbe. Sie sind stark protogynisch, indem die am Kolben vorhandenen Narben sich im ersten Blütenzustand als kleine, weißliche, aus Papillen bestehende Kreise auf dem grünen Fruchtknoten erheben, während die zugehörigen Antheren noch geschlossen sind. Nachdem die Narben verwelkt und abgestorben sind, strecken sich die weißen Staubfäden so weit, daß die jetzt aufspringenden Antheren sich in derselben Höhe befinden, wie vorher die Narben. Nektar ist an der Blume nicht vorhanden, und nur durch die weiße Farbe des Hüllblattes, das Grüngelb des Kolbens und einen schwachen, unangenehmen Duft der Blüten werden zahlreiche fäulnisliebende Zweiflügler zum Besuch der Blumen verlockt, an denen sie nur in älteren Kolben Pollen finden, aber beim Umhersuchen Bestäubungen vollziehen, die wegen der Protogynie der Blüten fast immer Fremdbestäubungen, in der Regel sogar Kreuzungen verschiedener Kolben sein müssen. Spontane Selbstbestäubung und auch Geitonogamie treten nur ausnahmsweise ein.

Von so einfach gebauten *Araceen*-Kolben, wie *Calla* sie zeigt und wie sie sich weiter, z. B. beim Kalmus (*Acorus calamus*), bei den Gattungen *Anthurium*, *Monstera* und vielen anderen finden, leiten mannigfache Verbindungsglieder zu Formen mit eingeschlechtigen, bisweilen diözischen Blüten und mit verschiedenartigster Ausbildung des Hüllblattes, welches oft die sonderbarsten, ja geradezu phantastischen Gestalten annimmt. Als eine Stufe in dieser Entwicklungsreihe mag zunächst das im Mittelmeergebiet einheimische *Arisarum vulgare* (Fig. 80) genannt sein, welches im Frühjahr auf grasigen Hängen, in Olivenwäldern usw. seine schmutziggrünlichbraunen Blumen auf Stielen, die sich diesem Bedürfnis entsprechend verlängern, über den kurzen Pflanzenwuchs der Umgebung emporhebt. Das Hüllblatt ist unten in eine fast gerade aufsteigende Röhre von etwa 25 mm Länge und 9—13 mm Weite verwachsen, die auf ihrer Außen-

seite am Grunde weißlich, oben schmutzig grünlich und mit schmutzigbraunen Längsstreifen versehen ist. Oben auf dem Rücken ist das Hüllblatt halbkreisförmig gebogen und bildet einen schräg abwärts gerichteten, 15—20 mm breiten, 17 mm hohen Eingang, der purpur-schwarzbraun gefärbt ist. Aus ihm ragt etwa 15—20 mm weit das abwärts gekrümmte, an der Spitze etwas verdickte, rotbraun überlaufene Kolbenende hervor, welches auf eine Länge von 50—55 mm nackt, grünlich, weiter unten weiß gefärbt ist, während erst die unterste, etwa 20 mm lange Strecke mit Blüten besetzt ist. Im untersten Teil ist das Hüllblatt mit der Hinterseite des Kolbens ein Stück weit verwachsen und in dieser Gegend trägt die Kolbenachse an der Vorderseite 3—10 weibliche Blüten, die je nur aus einem kurzen schwarz-grünen Fruchtknoten und einem Griffel mit weißer, haariger Narbe bestehen. Darüber sind männliche Blüten angeordnet: einzeln stehende Staubblätter mit kurzen, violett überlaufenen Staubfäden und hellgelben Antheren; sie nehmen,

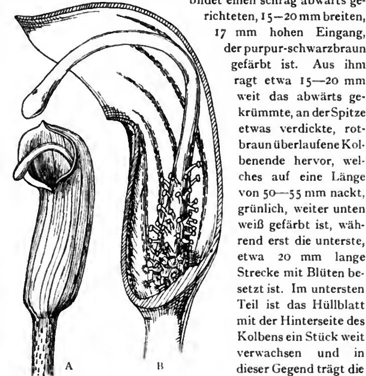


Fig. 80. *Arisarum vulgare.*

A Blütenstand von außen in nat. Gr.; B Blütenstand nach Wegnahme einer Längshälfte der Scheide, so daß der Kolben mit den Staubblättern und Pistillen sichtbar ist; 2 fach vergr.

Nach Kirchner in Lebensgesch. der Blütenpflanzen.

etwa 40 an Zahl, einen ungefähr doppelt so langen Teil des Kolbens ein als die weiblichen Blüten. Beide sind gleichzeitig entwickelt, und die Narben können sehr leicht von dem Pollen der männlichen Blüten desselben Kolbens spontan bestäubt werden, denn dieser ist pulverig trocken, so daß er aus den Antheren herabfällt und sich im Grunde des Hüllblattes ansammelt. Doch findet auch Allogamie durch Vermittlung der kleinen Fliegen und Mücken statt, welche, allerdings nicht sehr reichlich, die Blumen besuchen. Da in diesen kein Nektar enthalten ist, so können die winzigen Insekten wohl nur dadurch zum Besuch veranlaßt werden, daß das Hüllblatt ihnen ein Obdach bietet, oder daß der schwach gewürzige Duft und das faulige Aussehen der Blumen sie anlockt. Sie kriechen entweder an dem hervorstehenden Kolbenende oder im Blüteneingang in den inneren Kessel hinab und nehmen darin meist einen unfreiwilligen Aufenthalt, weil sie die Öffnung zum Hinausfliegen nicht sogleich finden, die von dem helmartigen Ende des Hüllblattes überwölbt und beschattet ist. Bei dem Bestreben, ins Freie zu gelangen, fliegen sie vielmehr immer wieder gegen die fensterartig durchscheinenden, hellen Längsstreifen des Hüllblattes und meist gelingt es ihnen erst nach vielfachen Versuchen, wenn sie langsam an dem Kolben in die Höhe kriechen, die Freiheit wiederzugewinnen. Bei diesem Umherfliegen und Umherkriechen in dem Kessel behaften sich die Insekten mit Pollen, den sie sowohl an den Narben desselben Kolbens, wie auch später besuchter absetzen werden.

Den bei *Arisarum* erst angedeuteten Versuch, die angelockten Besucher so lange zurückzuhalten, bis sie die Bestäubung vollzogen haben, sehen wir nun durchaus gelungen bei der Gattung *Arum*, die uns ein Schulbeispiel einer „Kesselfallenblume" vorführt, übrigens erst von Delpino enträtselt worden ist. Unser einheimisches Aron (*Arum maculatum*, Fig. 81) blüht im April und Mai in feuchten, schattigen Laubwäldern. An seinen Blütensprossen folgt der endständige, von einem Hüll-

blatt umschlossene Kolben auf meist 2 Laubblätter und fällt durch die Farbe des Hüllblattes schon von weitem auf. Der untere Teil desselben ist mit den Rändern so übereinandergerollt, daß er den untersten, die Blüten tragenden Teil des Kolbens ganz abschließt, der lange obere Abschnitt ist nur im Knospenzustand geschlossen, zur Blütezeit aber so weit der Länge nach geöffnet, daß das obere nackte Ende des Kolbens zutage tritt. Dieses zeigt bald eine gelbliche, bald eine violette Färbung und dient mit dem oberen geöffneten Abschnitt des Hüllblattes, welches innen hellgrünlich, bisweilen dunkelpurpurn gefleckt und überlaufen ist, als Schauapparat. Der Kolben ist in seinem untersten Teile mit weiblichen Blüten besetzt, darüber befindet sich eine mit männlichen Blüten bedeckte Zone und oberhalb dieser eine Anzahl von kräftigen Borsten mit abwärts gerichteten Spitzen (verkümmerte geschlechtslose Blüten); auch zwischen den männlichen und weiblichen Blüten sind einige solche Borsten eingeschoben. Alle Einzelblüten sind nackt, die männlichen bestehen aus 3—4 sitzenden Staubbeuteln, die weiblichen aus einem Fruchtknoten mit sitzender Narbe. Durch die Gestalt und Zusammenrollung des Hüllblattes sind nun die Blütenstände in einer einfachen und doch äußerst wirksamen Weise zu einer Falle für die angelockten Insekten ausgebildet. Im unteren

Fig. 81.
Arum maculatum.
Blütenstand nach Wegnahme des vorderen unteren Teiles der Scheide, in nat. Gr.
Nach Kirchner in Lebensgesch. der Blütenpflanzen.

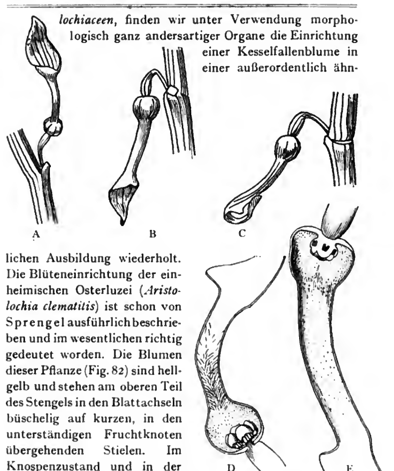
geschlossenen Teil bildet es einen Kessel, der an seinem oberen Ende eine Verengung zeigt und in seinem Innern denjenigen Teil des Kolbens birgt, der mit Blüten besetzt ist; genau an der Stelle der Verengung des Hüllblattes stehen innen die oberhalb der Staubblätter von der Kolbenachse entspringenden Borsten, sie reichen mit ihren Spitzen bis an die Wand des Kessels und versehen ihn mit einem gitterartigen Verschluß, durch den Insekten leicht eindringen können, indem sie die etwas abwärts geneigten Borsten noch weiter nach unten drücken, der aber das Herauskommen der Tiere nicht gestattet, weil sich die Borsten nicht von unten nach oben bewegen lassen, sondern sich gegen die Wand des Hüllblattes stemmen. Wenn das Hüllblatt aufgeht und den Zugang zum Kessel gestattet, sind alle Antheren noch geschlossen, die Narben aber bereits empfängnisfähig; der ganze Blütenstand gibt einen starken, harnartigen Geruch von sich und entwickelt infolge lebhafter Atmung eine solche Wärme, daß seine Temperatur sich bis um 16° über die der Umgebung erhöhen kann. Diese Anlockungsmittel müssen für gewisse *Dipteren* etwas sehr Verführerisches haben, denn es schlüpfen so viele kleine Mücken, besonders *Psychoda*-Arten, in den Kessel, daß man schon über 4000 solche in einem Blütenstand eingeschlossen gefunden hat. Namentlich *Psychoda phalaenoides* ist als Bestäuber unserer Pflanze ermittelt worden. Die Tiere kommen meist beladen mit dem an einem früher besuchten Blütenstand eingesammelten Pollen an, dringen zwischen den Borsten hindurch in den Kessel und stoßen nachher bei dem Versuche, dem Lichte zufliegend diesen wieder zu verlassen, gegen die Borsten; beim Umherfliegen und Herumkriechen setzen sie den mitgebrachten Pollen mit Sicherheit auf den jetzt entwickelten Narben ab. Sogleich nach erzielter Bestäubung erfolgt das Verwelken der Narbenpapillen, dann erscheint in der Mitte der Narben ein kleines Nektartröpfchen als Entschädigung für die noch immer eingesperrt bleibenden Bestäuber. Hieraufvertrocknen auch die Nektartröpfchen, und nun springen die

Antheren auf, wobei ihr gelber, pulveriger Pollen in den Grund des Kessels herabfällt und dazu dient, die im Kessel herumlaufenden und einen Ausweg suchenden Insekten über und über zu bepudern. Erst jetzt erschlaffen die Borsten am Scheitel des Kessels und der Verschluß des Hüllblattes wird durch Welken und Auseinanderweichen seiner übergreifenden Ränder so locker, daß auch auf diesem Wege die eingeschlossenen Insekten entweichen können. Sie lassen sich durch die erlittene Gefangenschaft nicht davon abhalten, alsbald wieder in einen frisch aufgeblühten Blütenstand hineinzuschlüpfen.

Bei verschiedenen anderen ausländischen *Araceen* sind ebenfalls Fliegen, und zwar vorzugsweise Aasfliegen als Besucher und Bestäuber festgestellt worden, in anderen Fällen kleine Bienen und auch Aaskäfer. Die Blütenstände bekommen durch Größe und Gestalt der Hüllblätter, durch Fortsätze und Anhängsel des Kolbens und durch ihre Färbungen bisweilen ein höchst sonderbares Aussehen. Die durch Beccari bekannt gewordene „größte Blume der Welt", die vor 30 Jahren in den Wäldern Sumatras aufgefundene *Aracee Amorphophallus titanum*, scheint auch durch Aasfliegen befruchtet zu werden. Das auf einem langen Stiel sich erhebende Hüllblatt hat die Form eines Trichters von 1 m Tiefe und 1,2 m oberem Durchmesser, ist auf der Außenseite hellgrün, nach oben weiß gefärbt, auf der Innenseite dunkel weinrot mit bläulichem Schimmer. Aus diesem Trichter ragt ein Kolben von 1,5 m Länge und rahmgelber Farbe, der am Grunde eine etwa 13 cm lange Zone von nackten weiblichen, unmittelbar darüber eine etwa 6 cm lange, mit nackten männlichen Blüten besetzte Partie zeigt, im übrigen eine lange, zugespitzte Leitstange darstellt. Die Riesenblume haucht einen sehr starken Geruch aus, der an faule Fische erinnert, und entfaltet sich in einer einzigen Nacht, worauf sie sich durch Längsfaltung des Hüllblattes wieder schließt.

Bei einer zweiten, in systematischer Hinsicht von den *Araceen* weit entfernten Familie, derjenigen der *Aristo-*

lochiaceen, finden wir unter Verwendung morphologisch ganz andersartiger Organe die Einrichtung einer Kesselfallenblume in einer außerordentlich ähn-



lichen Ausbildung wiederholt. Die Blüteneinrichtung der einheimischen Osterluzei (*Aristolochia clematitis*) ist schon von Sprengel ausführlich beschrieben und im wesentlichen richtig gedeutet worden. Die Blumen dieser Pflanze (Fig. 82) sind hellgelb und stehen am oberen Teil des Stengels in den Blattachseln büschelig auf kurzen, in den unterständigen Fruchtknoten übergehenden Stielen. Im Knospenzustand und in der ersten Zeit der Anthese sind sie aufgerichtet, später neigen sie sich nach abwärts. Sie besitzen eine einfache, verwachsenblättrige Blütenhülle, die in

Fig. 82. *Aristolochia clematitis.*
A junge Blüte; B u. C ältere Blüten in nat Lage und nat. Gr. D junge Blüte im weiblichen Zustand; E ältere Blüte im männlichen Zustand, unterer Teil der Blütenhülle längs durchschnitten; 3fach vergr.

ihrem mittleren Teil eine zylindrische Röhre darstellt, sich unten zu einem kugeligen Kessel erweitert und nach

oben einen kurzen Trichter bildet, der einseitig in einen zungenförmigen gelben Zipfel ausläuft. Dieser ist in jungen Blüten aufgerichtet und dient vorzugsweise zur Anlockung der Bestäuber, winziger Fliegen und Mücken, unter denen am häufigsten Bartmücken (Arten von *Ceratopogon*) gefunden werden. Denn für größere Insekten ist das Innere der Blume unzugänglich, weil die meist 15—20 mm lange, 2—3 mm weite Röhre dadurch zu einer Art Reuse ausgebildet ist, daß von ihrer Innenwand schräg nach unten gerichtete Haare ausgehen, die sich in der Mitte mit den Spitzen berühren und die Röhre bis zum Eingang in den 5—7 mm weiten Kessel ausfüllen. Diese Reusenhaare sind aber so eingerichtet, daß sie von den eindringenden Mücken leicht nach unten gegen die Wand gedrückt werden können und so den Zugang zum Kessel freigeben; sie sind nämlich mit einem Fuß in der Wand eingefügt, auf dem eine dünne, zartwandige Zelle steht, die als Gelenk fungiert und ihrerseits das eigentliche Haar trägt, welches nach Aufhören des Druckes durch das Gelenk wieder in seine frühere Lage zurückgebracht wird. In der umgekehrten Richtung vom Kessel nach dem Ausgang lassen sich die Reusenhaare zwar auch an dem Gelenk bewegen, aber sie stoßen dann mit ihren Enden bald aneinander und verhindern dadurch eine weitere Aufwärtsbiegung. Die Folge davon ist, daß die Mückchen, die sich durch die Reuse in den Kessel hineingezwängt haben, in diesem zunächst eingesperrt bleiben, und zwar bis sie die Bestäubung vollzogen haben. Am Grunde des Kessels treffen sie auf ein dem Scheitel des Fruchtknotens aufgesetztes rundliches Köpfchen von kaum 2 mm Höhe und etwa 3 mm Durchmesser, welches durch die Verwachsung eines kurzen, in eine 6lappige Narbe ausgehenden Griffels mit 6 Staubblättern entstanden ist. Die Blüten sind ausgeprägt protogynisch: im ersten Stadium ist die über den noch geschlossenen, an den Seiten des Köpfchens sitzenden Antheren ausgebreitete Narbe empfängnisfähig und wird von den Besuchern, die in dem Kessel umherlaufen,

mit fremdem Pollen belegt, wenn sie solchen von einer andern Blüte her mitgebracht haben. Sie finden in dem Kessel eine geringe Menge von Nektar an der mit gebogenen Haaren besetzten Innenwand und müssen die spätere Freigabe des Ausweges abwarten. Um die Zeit, wo die Blüten aus ihrer aufgerichteten Stellung nach abwärts zu neigen beginnen, springen die Antheren auf und entlassen einen gelben staubigen Pollen, der in den Kessel herabfällt und die darin umherkriechenden Mücken über und über bestäubt; die Narbe verwelkt, und nun trocknen die Reusenhaare zu einem kurzen, braunen Rest zusammen, so daß die Insekten ihr Gefängnis durch die Röhre verlassen können. Inzwischen senken sich die Blumen durch Krümmung ihres Stieles nach unten und zuletzt schlägt sich der zungenförmige Perigonlappen so über den Röhreneingang, daß der Zutritt zu ihr und zum Kessel geschlossen wird.

Fig. 83.
Aristolochia macroura,
Blüte in nat. Gr., der lange Fortsatz der Blütenhülle nicht vollständig gezeichnet.
Nach Ule.

Andere *Aristolochia*-Arten, die oft größere, ja sehr große Blumen hervorbringen, zeigen zu einem Teil ganz ähnliche Blüteneinrichtungen unter Ausbildung einer Reuse und starker Protogynie; bei einer weiteren Gruppe zu der z. B. die nordamerikanische, bei uns häufig

kultivierte *A. sipho*, der sog. Pfeifenstrauch, gehört, haben sich anders konstruierte Vorrichtungen ausgebildet, welche die Besucher bis nach vollzogener Bestäubung in den Blumen zurückhalten. Die eigentümlichen Farben der *Aristolochia*-Blüten, trübgelb, braun, schwärzlich-purpurn, öfters vorkommende Scheckung durch dunkle Flecke und aasartiger Geruch lassen auch in den Fällen, wo bestimmte Beobachtungen noch nicht vorliegen, Bestäubung durch Aasfliegen vermuten. Festgestellt wurden derartige Besucher u. a. bei der brasilianischen *A. macroura*, die eine Kesselfallenblume mit Reusenvorrichtung und einem sehr eigenartig geformten Perigon besitzt (Fig. 83). Der bauchige Kessel ist schräg nach unten gerichtet und hat eine Länge von 25—40 mm bei einer Weite von 15—20 mm, die daran anschließende Röhre ist 35—45 mm lang und senkrecht aufwärts gebogen, an ihrer unteren Mündung in den Kessel 6—10 mm weit, nach oben allmählich erweitert; der an jungen Blüten aufgerichtete Zipfel besitzt 2 Seitenlappen und verlängert sich an seiner Spitze in einen herabhängenden linealen Schwanz von 50—80 cm Länge. Der Perigonzipfel ist innen schwarzpurpurn gefärbt, außen braunpurpurn, im übrigen zeigt die Blütenhülle eine strohgelbe Färbung mit braunpurpurner Marmorierung und ebensolchen Anflügen. Somit gehört wohl diese Blüte mit andern Formen aus derselben Gattung zu den bizarrsten Blumen des Pflanzenreiches.

Von weit komplizierterem Bau als die geschilderten Kesselfallenblumen sind oft die Klemmfallenblumen, durch deren Einrichtung besuchende Insekten im ganzen oder an bestimmten Körperteilen festgehalten und zu einer der Bestäubung günstigen Berührung mit den Geschlechtsorganen gezwungen werden. Viele dieser Klemmblumen sind ihren Größenverhältnissen nach auf Fliegen, andere vorzugsweise auf *Hymenopteren* berechnet und zeigen auch dementsprechend verschiedene Blütenfarben.

Eine verhältnismäßig einfache Einrichtung haben die Fliegen-Klemmfallenblumen des Alpen-Fettkrautes (*Pingui-*

cula alpina, Fig. 84). Ihre verwachsenblättrige Krone hängt ungefähr wagrecht, geht vorn in eine kleine, zweizipfelige, schräg aufsteigende Oberlippe und eine größere, 3lappige, abwärts geneigte Unterlippe aus und verengt sich vom Eingang her allmählich in einen schräg abwärts gerichteten Sporn. Die Geschlechtsorgane liegen am Grunde der Krone, der aber infolge der Umwendung der Blüte in die Mitte ihrer Rückenseite zu stehen kommt. Hier sind zu beiden Seiten des Fruchtknotens dicht beisammen 2 Staubblätter dem Kronengrund eingefügt, deren Antheren nebeneinander unmittelbar unter und hinter dem vorderen der beiden Narbenlappen liegen. Die weißen, im Eingang mit 2 gelben, mit einer gelben Behaarung versehenen Flecken gezierten Kronen locken vorzugsweise mittelgroße Fliegen an, die ganz in die Blüte hineinkriechen, bis sie mit dem Kopf in den Sporn kommen. Sie finden hier zwar keinen Nektar, aber die Innenwand ist auf der unteren Fläche mit kleinen, einzelligen Köpfchenhaaren besetzt, die von einer zarten Haut umkleidet und mit Saft erfüllt sind; wahrscheinlich sind es, ,,Futterhaare", welche die Fliegen zu wiederholten Besuchen veranlassen. Beim Hineinkriechen in die Blüte dienen ihnen zunächst die gelben, auf den zwei nach oben gewölbten gelben Flecken stehenden Haare, weiter hinten zahlreiche schräg nach hinten gerichtete steife Borsten zum Festhalten. Sobald aber die Fliege weit genug vorgerückt ist, um mit dem

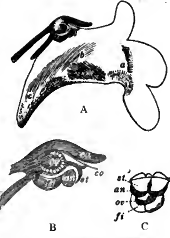


Fig. 84. *Pinguicula alpina.*
A Blüte im Längsschnitt, 3½ fach vergr.; B din Geschlechtsorgane im Längsschnitt, 7 fach vergr.; C die Geschlechtsorgane von vorn, 7 fach vergr.; *a* gelb behaarte Aussackung, *b* nach hinten gerichtete starre Haare, *c* Sporn, *ca* Kelch, *co* Krone, *fi* Filament, *an* Anthere, *st* Narbe, *ov* Fruchtknoten. Nach Müller.

Kopf bis in den Sporn zu reichen, wird sie durch die ihr entgegenstehenden Borsten am Rückzuge gehindert und kann diesen nur ganz langsam bewerkstelligen, indem sie ihren Leib möglichst hoch über den Borsten hält. Dabei streift sie mit dem Rücken die in jungen Blüten noch geschlossenen Antheren und klappt den sie überdachenden Narbenlappen nach vorn und oben. Hatte sie beim Besuch an ihrem Rücken bereits Pollen von einer früher besuchten älteren Blüte mitgebracht, so belegt sie beim Eindringen den vorderen Narbenlappen damit und bewirkt in der Regel, da die Pflanzen meist einblütig sind, Kreuzung verschiedener Stöcke. Gewisse Fliegen, die groß genug sind, um sich in dem hinteren Teil der Blüte festzuklemmen, aber zu schwach oder zu ungeschickt, um sich über die Sperrborsten hinweg zurückzuziehen, bleiben stecken und müssen verhungern.

In einer sehr merkwürdigen und verwickelten Weise haben sich Klemmfallenblumen in der Familie der *Asclepiadaceen* ausgebildet, unter denen die bei uns einheimische Schwalbenwurz (*Vincetoxicum officinale*, Fig. 85) ausschließlich durch fäulnisliebende Fliegen bestäubt wird, wie Delpino zuerst beobachtet hat. Die an grasigen und buschigen Hängen wachsende Staude trägt in den oberen Blattachseln trugdoldig angeordnete weiße Blütchen, deren Schaufläche etwa 6 mm im Durchmesser hat. An den Blumen folgt auf den grünen 5zipfeligen Kelch eine verwachsenblättrige weiße, außen etwas grünliche Krone, deren 5 ungefähr 2,5 mm lange Lappen sich trichterförmig oder fast flach auseinander breiten. Das Innere der Blüte ist von einem Gebilde ausgefüllt, welches aus dem oberständigen Pistill, den damit verwachsenen 5 Staubblättern und einem kronenartigen Anhangsorgan der letzteren, dem sog. Krönchen besteht. Der 2fächerige Fruchtknoten trägt 2 kurze Griffel, die sich an ihrem oberen Ende zu einem Köpfchen vereinigen; dieses zeigt an seiner Außenseite 5 in gleichen Abständen stehende, langgezogene, nischenartige Vertiefungen, welche die Narbenflächen enthalten. Die 5 Staubblätter sind dem

Grunde der Krone eingefügt und an ihren verbreiterten Filamenten mit Krönchen und Krone verschmolzen, während

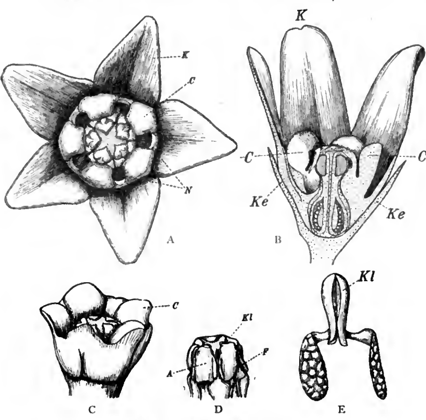


Fig. 85. *Vincetoxicum officinale.*

A Blüte von oben; B im Längsschnitt; C der mittlere Teil der Blüte von der Seite; D die Geschlechtssäule; 12fach vergr. E zwei Pollinien mit ihrem Klemmkörper, das linke von der breiten, das rechte von der schmalen Seite gesehen; 75fach vergr. *Ke* Kelch, *K* Krone, *C* Krönchen mit den Nektarbehältern *N*, *A* Antheren mit ihren flügelförmigen Anhängen *F*, die zwischen sich einen Spalt lassen, *Kl* Klemmkörper.

ihre Antheren sich dem Griffelkopf eng anlegen. Jede Anthere sieht schuppenartig verbreitert aus und enthält zwei Fächer, die sich nach innen öffnen und zwischen denen an

der Spitze ein häutiges herzförmiges Läppchen entspringt, welches sich auf die obere Fläche des Griffelkopfes legt und dadurch die Anthere in ihrer Lage festhält. Am Rande dieses Griffelkopfes bemerkt man zwischen den Antheren und genau über den Narbenflächen 5 kleine schwarze Pünktchen, die sich bei näherer Untersuchung als hornige, ablösbare Körperchen darstellen und mit den Pollenmassen der benachbarten Antheren in einer eigentümlichen festen Verbindung stehen. Der Pollen ist bei unserer Pflanze nämlich nicht in der gewöhnlichen Weise aus lose nebeneinander liegenden Pollenkörnern gebildet, sondern die Pollenzellen eines ganzen Antherenfaches bleiben so miteinander verbunden, daß sie ein Plättchen von eiförmigem Umriß, ein sog. Pollinium bilden. Dieses bleibt auch in den geöffneten Antherenfächern an seiner Stelle liegen und besitzt an seinem oberen Ende einen strangartigen Arm, der bis zu dem daneben liegenden schwarzen Körperchen reicht und an diesem befestigt ist. Es wird als Klemmkörper bezeichnet, weil es einen auf seiner Außenseite verlaufenden, unten sich etwas erweiternden Spalt trägt, der sehr dünne, fadenartige Gegenstände, die in ihn eingeführt und aufwärts bewegt werden, einklemmt und festhält. Jeder der fünf Klemmkörper besitzt also an seinem unteren Ende rechts und links einen dünnen, aber festen Arm, der mit einem Pollinium zweier benachbarten Antheren in so fester Verbindung steht, daß man beim Loslösen und Entfernen eines Klemmkörpers auch die beiden an ihm hängenden Pollinien mit herauszieht. Das die Geschlechtsorgane umgebende Krönchen zeigt fünf emporgewölbte, fleischige Lappen, die nach unten zu einem ringförmigen Körper verschmolzen sind und zwischen sich fünf grubige Vertiefungen lassen, in denen sich Nektar befindet; diese Nektargruben liegen mitten unter den Klemmkörpern.

Der beschriebene komplizierte Apparat wird nun von den besuchenden Insekten, verschiedenen *Musciden* aus den Gattungen der Blumenfliegen (*Anthomyia*), Aasfliegen (*Py-*

rellia), Fleischfliegen (*Sarcophaga*, *Onesia*) und Raupenfliegen (*Tachina*) auf folgende Weise in Tätigkeit gesetzt. Auf der Blüte angekommen steckt die Fliege ihren Rüssel in eine der Nektargruben, um zu saugen; ist der Rüssel mit Borsten besetzt, so gerät nach Beendigung des Saugens eine oder die andere derselben fast unvermeidlich beim Zurückziehen des Rüssels in einen durch die Antherenränder gebildeten Spalt, der sich gerade über einer Nektargrube befindet. Die Seitenränder der Antheren biegen sich nämlich als häutige, von unten nach oben schmäler werdende Flügel rechtwinkelig nach außen, und je zwei benachbarte legen sich so nebeneinander, daß zwischen ihnen ein schmaler, nach unten sich erweiternder, oben bis an den Klemmkörper führender Schlitz entsteht. In ihm fängt sich der Insektenrüssel mit einer seiner Borsten, wird dem Klemmkörper zugeleitet, und eine oder einige der Rüsselborsten geraten in dessen Längsspalt, in dem sie nun eingeklemmt werden. Die auf solche Art zurückgehaltene Fliege macht jetzt einen kleinen Ruck, um sich zu befreien und reißt den an der Rüsselborste befestigten Klemmkörper mit seinen beiden Armen und den daran hängenden Pollinien aus der Blüte heraus. Ist dieser Komplex an die Luft befördert worden, so trocknet er rasch aus, und hierbei drehen sich die beiden Arme so, daß die beiden Pollinien sich einander nähern und mit den breiten Flächen aneinander legen. Steckt die Fliege an derselben Blüte ihren Rüssel noch in eine andere Nektargrube, so kann sie an einer anderen Rüsselborste wiederholt gefangen werden und einen neuen Klemmkörper mit seinen Anhängen herausziehen; da jedoch einige Zeit zur Drehung der Arme erforderlich ist, so haben die Tiere die zuerst besuchte Blüte bereits verlassen, ehe die Pollinien sich aneinander gelegt haben. Wird dann später eine mit zusammengelegten Pollinien besetzte Rüsselborste in einem Antherenschlitz gefangen, so gleitet ein Pollinium, oder auch beide, in die hinter dem Schlitz liegende Narbenkammer, bleibt auf der sehr stark klebrigen Narbenfläche hängen und reißt, wenn das Insekt

die Blüte verläßt, von seinem Arme ab. So wird stets Fremdbestäubung bewirkt, und ohne Insektenhilfe kann überhaupt keine Befruchtung stattfinden.

Die Klemmfallenblumen verwandter *Asclepiadaceen* werden vielfach für besuchende Fliegen verderblich, wenn der Fangapparat so groß und kräftig ausgebildet ist, daß nur größere *Hymenopteren* sich wieder zu befreien vermögen; die eingeklemmten Fliegen gehen in solchen Blüten, z. B. der *Asclepias*-Arten, zugrunde.

Derselben Pflanzenfamilie gehört u. a. die mit zahlreichen Arten in den Tropen von Afrika, Asien und Australien verbreitete Gattung *Ceropegia* an, deren trüb gefärbte und dunkel gestreifte oder gesprenkelte Blumen auf Anpassung an fäulnisliebende Fliegen hindeuten. Nur von wenigen ist die Blüteneinrichtung genauer untersucht, zu ihnen gehört die im südlichsten Teile von Ostindien einheimische *C. elegans* (Fig. 86), deren absonderlich aussehende Blumen eine Kombination von Kesselfalle und Klemmfalle bieten, insofern als die ganze Blüte eine Kesselfalle darstellt, die in ihrem Grunde noch eine Klemmfalle birgt. Im Äußern erinnern die Blüten in hohem Grade an die der *Aristolochien.* Wie diese haben sie eine röhrige Gestalt, die sich unten in einen Kessel erweitert, oben in ein trichterförmiges Gebilde übergeht. Während aber bei *Aristolochia* die Wand der Falle vom Perigon, bei *Arum* vom Hüllblatt gebildet wurde, übernimmt bei *Ceropegia* die Krone diese Funktion. Sie sitzt in einem sehr kleinen fünfzipfeligen Kelch und ist am ersten Tage der Anthese aufgerichtet, während sie am zweiten nach unten sinkt. Der Kessel hat eine ungefähr wagerechte Lage, ist 9—11 mm lang, in der Mitte 10 mm weit, an seiner Außenseite schmutzig-weiß mit grünlichem Schimmer und purpurschwarzen Pünktchen. Die bogig von ihm aufsteigende, ebenso gefärbte Röhre ist 3—4 mm weit, verläuft etwa 10 mm weit gleichmäßig zylindrisch und erweitert sich dann in einen ca. 15 mm langen, oben 20 mm weiten, mit fünf Längseinfaltungen versehenen Trichter, der aber nicht eine einfache

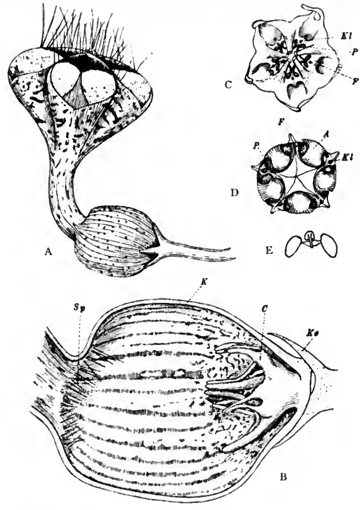


Fig. 86. *Ceropegia elegans.*

A Blüte von außen; 5fach vergr. B Kessel der Blüte, längs durchschnitten, darin das Krönchen; 6fach vergr. C Krönchen und Geschlechtsorgane von oben; 6fach vergr. D Geschlechtssäule nach Entfernung des Krönchens von oben; 12fach vergr. E Klemmkörper mit zwei Pollinien; 20fach vergr. *Ke* Kelch, *K* Krone, *C* Krönchen, *Sp* Sperrhaare, *Kl* Klemmkörper, *P* Pollinien, *A* Anthere, *F* deren flügelförmige Anhänge.

Öffnung besitzt, sondern durch Verwachsung der fünf sehr schmalen Kronzipfel an ihrer Spitze fünf zwischen den Falten liegende große Zugänge aufweist. Dieser Trichter zeigt auf schmutzig-weißem Grunde rötlich-schwarze, auf der Innenseite durchschimmernde Flecke, die auf dem Scheitel zusammenstoßenden Falten sind dort mit langen, vereinzelten, aufrechtstehenden, purpurschwarzen Borstenhaaren besetzt und am Rande purpurschwarz gefärbt. Die Röhre ist inwendig schwarzpurpurn mit weißlichen Flecken, der Kessel innen grünlich-weiß mit purpurschwarzen Längsstreifen, am Grunde mit solchen Punkten. Die Stelle, an welcher die Röhre in den Kessel übergeht, ist mit kräftigen, starren, schräg abwärts gerichteten Borsten besetzt, die wiederum den eindringenden Insekten den Zugang gestatten, den Austritt aber verwehren. Im Grunde der Krone stehen die miteineinander vereinigten und von einem Krönchen umschlossenen Geschlechtsorgane, zusammen eine ähnliche Klemmfalle bildend, wie es oben für *Vincetoxicum* beschrieben wurde. Das Krönchen besteht aus fünf seitlich miteinander verwachsenen Nektarschüsseln, die von weißer Farbe sind und innen und außen einen aus dunkelroten Pünktchen zusammengesetzten Fleck tragen; jede dieser Schüsseln hat einen stachelartig verlängerten Mittelzipfel, der in die Blütenmitte herübergebogen ist, und zwei ähnliche Fortsätze an den beiden Seitenecken, die schräg nach außen gerichtet sind. Die seitlich unter den Antheren etwas hervortretenden Pollinien sowie die Klemmkörper sind braun. Obgleich die Bestäuber der Blume in ihrer Heimat noch nicht beobachtet und uns deshalb nicht alle Einzelheiten des sonderbaren Blütenbaues verständlich sind, so ist doch nicht zu bezweifeln, daß wir es mit einer auf Fliegen berechneten Einrichtung zu tun haben, und daß diese in derselben Weise wie bei *Vincetoxicum* die Bestäubung vollziehen müssen. So hat denn auch Delpino, dem wir die Deutung der Blume verdanken, an in Italien kultivierten Exemplaren aus dem geöffneten Kessel *Musciden* (*Mosillus opacus*) entweichen sehen, von denen

einige die herausgezogenen Pollinien am Rüssel trugen. Am zweiten Tage der Anthese neigt sich die Blüte schnell abwärts, die Sperrhaare am Ausgang des Kessels vertrocknen nicht, sondern sie verlieren ihre Starrheit, werden bandartig flach und kräuseln sich, so daß eingesperrte Fliegen nun entweichen können.

Die letzte Gruppe unter den Fliegenblumen wird durch die Täuschblumen gebildet. Darunter versteht man solche, die nach ihrem Aussehen auf das Vorhandensein reichlicher Insektennahrung, besonders von Nektar, schließen lassen und dadurch gewisse Insekten zum Besuch verlocken, aber wenig oder gar nichts von den erwarteten Genüssen darbieten. Vorzugsweise sind es wenig intelligente *Musciden*, die sich durch das Aussehen solcher Blumen trotz übler Erfahrungen immer wieder zu vergeblichen Besuchen verleiten lassen und dabei Bestäubungen vollziehen, während klügere Insekten wohl auch gelegentlich getäuscht werden, später aber so unreelle Blumen meiden.

Als ein Hauptvertreter der Fliegen-Täuschblumen wird gewöhnlich das an feuchten und sumpfigen Stellen der Ebene und der Gebirge bei uns häufig wachsende Herzblatt (*Parnassia palustris*, Fig. 87) angesehen, weil diese Blume in der Tat an ihren Staminodien viel mehr Nektar vortäuscht, als sie in Wirklichkeit enthält. Die von einem fünfblättrigen grünen Kelch umschlossene Krone hat die weiße Farbe, wie sie so oft an Fliegenblumen vorkommt, ist aktinomorph und öffnet sich zu einem weiten Becken; bei den Exemplaren des flachen Landes ist sie durchschnittlich größer als bei den alpinen, an denen der Durchmesser der Schaufläche in der Regel nicht 25 mm übersteigt, sehr oft aber bis auf 15, ja selbst 12 mm sinkt, während er in der Ebene meistens 25 mm und mehr beträgt. Die eiförmigen, kurz benagelten Kronblätter sind weiß und von vertieften, farblosen Längsadern durchzogen; vor den Kelchblättern stehen fünf normal ausgebildete Staubblätter, vor den Kronblättern fünf morphologisch ebenfalls Staubblättern entsprechende, aber zu

Täusch- und Nektarorganen umgebildete Staminodien, in der Mitte ein Pistill. Die Staminodien sind gelbgrün und tragen an ihrem oberen Ende neun bis dreizehn strahlig auseinandergebreitete Stieldrüsen, die mit einem kugeligen, glänzenden Köpfchen enden und durchaus den Eindruck von Nektarien machen. Es erfolgt aber keine Aussonderung an ihnen, sondern nur in einer Vertiefung an ihrer Basis wird etwas

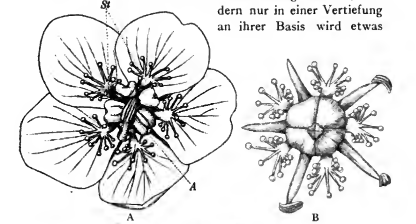


Fig. 87. *Parnassia palustris.*

A junge Blüte von oben, eine Anthere *A* geöffnet, das Pistill von den Staubblättern verdeckt; *St* Staminodien. B Geschlechtsorgane und Staminodien einer alten Blüte von oben, Staubblätter verblüht und abgespreizt, auf dem Fruchtknoten die Narbe entwickelt. 4fach vergr.

Nektar abgeschieden; die zahlreichen Besucher der Blumen, fast ausschließlich *Dipteren*, versuchen vergeblich, an diesen Drüsen Nahrung zu finden und entdecken den Nektar erst später, größere Fliegen setzen sich dabei gewöhnlich in die Mitte der Blüte und werden durch deren Einrichtung gezwungen, Fremdbestäubungen auszuführen. Die Blumen zeigen nämlich, ganz ähnlich wie die von *Ruta* oder *Saxifraga*, eine ausgeprägte, mit Bewegungen der Staubblätter verbundene Protandrie. Sie haben eine lange Blütendauer und befinden sich ungefähr fünf Tage lang vom Beginn der Anthese in einem männlichen Zustand. Beim Aufgehen der

Blüte sind die weißen Antheren noch geschlossen und die Staubfäden haben ihre endgültige Länge noch nicht erreicht, so daß die Antheren dem Fruchtknoten anliegen, der noch keine Narben besitzt. Nun streckt sich ein Staubfaden und krümmt sich so gegen die Mitte der Blüte, daß seine Anthere auf den Scheitel des Pistills zu liegen kommt, wo sie sich an ihrer nach oben gewendeten Seite öffnet; nachdem das Staubblatt einen Tag in dieser Stellung geblieben ist, streckt sich der Staubfaden fast wagerecht nach außen, seine Anthere verwelkt und fällt ab. Am zweiten Tage tritt ein zweites Staubblatt an die Stelle des ersten und so fort, bis alle fünf abgeblüht haben. Nachher kommt die Blüte in ihr weibliches Stadium, indem an der Spitze des Fruchtknotens auf einem sehr kurzen Griffel eine vierlappige (bei den alpinen Pflanzen oft nur dreilappige) Narbe erscheint, die nun den Besuchern an derselben Stelle zur (sternotriben) Bestäubung dargeboten wird, wō sich in jüngeren Blüten der Pollen befand. Wirksam sind in dieser Beziehung namentlich zahlreiche Arten von Schwebfliegen, so daß man die *Parnassia*-Blüten, wenn man sie nicht als Täuschblumen gelten lassen will, auch zu unserer ersten Gruppe der offenen, zierlichen Fliegenblumen rechnen könnte.

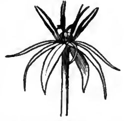


Fig. 88. *Paris quadrifolius.* Ältere Blüte im zwittrigen Zustand; nat. Gr.

Sicher als eine Fliegentäuschblume wird man die Blüte der Einbeere (*Paris quadrifolius*, Fig. 88), einer in schattigen Wäldern bei uns im Frühling blühenden *Liliacee*, ansehen dürfen, die bei einer ebenfalls langen Dauer ausgeprägt protogynisch ist und während ihres weiblichen Zustandes den Besuchern gar kein Genußmittel, später nur Pollen bietet, da sie nektarlos ist, obwohl sie den Anschein der Nektarhaltigkeit hervorruft. Sie ist auch duftlos und wegen ihrer gelblichgrünen Farbe sehr wenig in die Augen fallend. Ihre Blütenhülle, die sich an der einzelnen, endständigen und

aufrechten Blume etwas nach unten zurückschlägt, besteht aus einem Kreis von vier äußeren grünen Blättern von etwa 20 mm Länge und 4—5 mm Breite und einem damit abwechselnden inneren von ebenfalls grünen Blättern, die ungefähr ebenso lang, aber nur halb so breit sind. Die in zwei dicht aufeinanderfolgenden Kreisen angeordneten acht Staubblätter sind 13—14 mm lang, schräg auseinander gespreizt und durch ein spitziges Konnektiv, welches weit über die Anthere hinausreicht, ausgezeichnet. Die Anlockung der Insekten übernimmt offenbar das Pistill: der in der Mitte der Blume stehende kugelige Fruchtknoten hat eine schwarzpurpurne Farbe und glänzt bisweilen wie lakiert, er wird von vier purpurnen, fädigen Griffeln gekrönt, die sich bogig auseinanderspreizen. Sie sind sogleich beim Aufgehen der Blume empfängnisfähig, während die Antheren erst einige Tage später sich öffnen; spontane Selbstbestäubung kann jedoch, da die Narben lange frisch bleiben, in älteren Blüten eintreten und muß wahscheinlich häufig die Fremdbestäubung ersetzen, da den Blüten nur spärlicher Insektenbesuch zuteil wird. Wie zu erwarten, konnte man kleine Mücken und einige *Musciden*, darunter die Kotfliege (*Scatophaga merdaria*), an den Blüten beschäftigt finden.

Den Fliegenblumen schließen sich u. a. noch einige *Orchideen* an, doch ist es zweckmäßiger, die verwickelte Blüteneinrichtungen dieser Familie im Zusammenhang unter den Hymenopterenblumen zu besprechen, denen die meisten einheimischen *Orchideen* zugehören.

KAPITEL XII.

DIE HYMENOPTERENBLUMEN (H).

Unter den blumenbesuchenden Insekten nehmen, wie schon S. 59 auseinandergesetzt wurde, die *Hymenopteren* oder Hautflügler die vornehmste Stelle ein. Sie machen nicht nur ungefähr die Hälfte aller Blumeninsekten aus, sondern sie zeigen auch die am weitesten ausgebildeten Einrichtungen zur Auffindung und Gewinnung der Blumennahrung, sowohl des Nektars wie auch des Pollens. Damit steht es wiederum in vollem Einklang, daß auch sehr zahlreiche Blumen sich als solche erkennen lassen, die der Bestäubung durch *Hymenopteren* besonders angepaßt sind, d. h. deren Blüteneinrichtungen *Hymenopteren* zum Besuch anlocken und für sie unter mehr oder weniger vollständigen Ausschluß anderer Insektenordnungen die in den Blüten enthaltenen Genußmittel reservieren, sie aber zugleich mit großer Sicherheit zum Vollzug der Bestäubung anhalten.

Gestalt und Farbe sind bei den Hymenopterenblumen von größter Mannigfaltigkeit, doch überwiegen zygomorph gebaute Blüten mit eingeschlossenen Geschlechtsorganen und bei den Formen mit so tiefer Nektarbergung, daß nur langrüsseligere Hautflügler dazu vordringen können, die weniger grellen Blütenfarben, wie rot, blau und violett. Die Blütenmechanik ist oft so verwickelt, Nektar und Pollen so versteckt, daß nur besonders intelligente Insekten die Blüten ausbeuten und befruchten können. Welche Familien, Gattungen und Arten der *Hymenopteren* in den Einzelfällen als die normalen Bestäuber auftreten, das hängt hauptsächlich

von der Tiefe ab, in welcher der Nektar in der Blüte geborgen ist, da ja die Rüssellänge der einzelnen Arten ebenfalls große Verschiedenheiten zeigt. Weitaus die zahlreichsten Hymenopterenblumen haben ihre Bestäuber in der großen Familie der Immen (*Apidae*), unter denen wir früher die kurzrüsseligen, deren Rüssellänge höchstens 6 mm beträgt, von den langrüsseligen unterschieden und bezüglich des Pollensammelns die Bauchsammler, Schenkelsammler und Schienensammler kennen gelernt haben. Dem entsprechend haben sich auch verschiedene Gruppen und Typen der Immenblumen ausgebildet, von denen die Bienenblumen im engeren Sinne und die Hummelblumen, die jedoch unmerklich ineinander übergehen, durch häufiges Auftreten und prächtige Blüteneinrichtungen besonders hervorragen. Viel mehr in den Hintergrund treten ihnen gegenüber die nicht sehr zahlreichen Wespenblumen und einige Schlupfwespenblumen.

Bienen- und Hummelblumen zeigen meist, indem sie sich nur durch die Größenverhältnisse der Blüten und durch die Tiefe der Nektarbergung voneinander unterscheiden, eine so große Verwandtschaft, daß es unzweckmäßig wäre und zu Wiederholungen führen müßte, wollte man sie in unserer Darstellung streng auseinanderhalten; sind ja doch die den kurzrüsseligeren Immen zugänglichen Blüten selbstverständlich auch für die langrüsseligeren ausbeutbar, während das umgekehrte Verhältnis nicht stattfindet. Deshalb ist einleuchtend, daß sich deutlich erkennbare Anpassungen an Hummeln und andere langrüsselige Immen entwickeln konnten; aber auch solche an kurzrüsselige Bienen im besonderen sind doch vorhanden.

1. IMMENBLUMEN (Hb).

In Anlehnung an eine Einteilung, die Delpino für die Blumeneinrichtungen im allgemeinen gibt, können wir die große Mannigfaltigkeit der Immenblumen in eine An-

zahl von Gruppen bringen, deren wichtigste die folgenden sind:

a) Engröhrige,
b) Weitröhrige,
c) Lippenblumen,
d) Schmetterlingsblumen,
e) Umwanderungsblumen,
f) Anklammerungsblumen,
g) Immenfallen.

A. ENGRÖHRIGE IMMENBLUMEN.

Die engröhrigen Immenblumen sind meist von einfacher Struktur und häufig von aktinomorphem Bau; sie enthalten den Nektar in einer Röhre von so geringer Weite, daß die Besucher nur den Rüssel oder höchstens noch den Kopf in sie einführen können, aber von einer Länge, welche den *Apiden* die Erreichung des Nektars noch gestattet. Diese Röhre wird bei den hierher gehörigen monokotyledonischen Blüten durch die Verwachsung oder durch glockigen Zusammenschluß der Blütenhüllblätter gebildet; ersteres z. B. bei den Traubenhyazinthen, Arten von *Muscari* (Fig. 89). Ihre dunkelblaue Blütenhülle ist zu einem Glöckchen verwachsen, dessen Eingang sich so verengt, daß die besuchenden Bienen nur mit ihrem Rüssel in den Grund der 5—6 mm tiefen Röhre eindringen können, worin sich der von Septaldrüsen des Fruchtknotens abgesonderte Nektar findet. Die Blütenstände der *Muscari*-Arten zeigen die Eigentümlichkeit, daß am Gipfel der Traube über den normalen Blüten eine Anzahl knospenartig geschlossener mit fehlgeschlagenen Geschlechtsorganen steht, die keine andere Bedeutung haben können, als den Blütenstand für Insekten augenfälliger zu machen, sich also in den Dienst einer Art von Blumengesellschaft stellen. Die am weitesten gehende Ausbildung solcher Lockblüten zeigt *Muscari comosum*, an dessen bis 30 cm langen Trauben die untersten zwitterigen Blüten, die zu 30—40 vorhanden sind, kurze Stiele und eine bronze-

Fig. 89. *Muscari racemosum.* Blüte im Längsschnitt, 2fach vergr.

farbene Blütenhülle haben; über ihnen folgen Blüten mit verkümmerten Stempeln, und am Gipfel stehen dicht gedrängt auf tiefblauen, 1—2 cm langen, aufwärts gerichteten Stielen 20—30 geschlechtslose, geschlossene, dunkelblaue Blüten.

Aus der Familie der *Borraginaceen*, von der wir in der Gattung *Myosotis* früher einen Vertreter der Blumenklasse *B* kennen lernten, schließen sich mehrere Gattungen mit ähnlichem Blütenbau dem hier beschriebenen Typus an, sobald die Länge der engen Kronröhre so bedeutend wird, daß nur *Hymenopteren* oder Insekten mit noch längerem Saugorgan den Nektar erreichen können. Das trifft z. B. bei den Gattungen *Anchusa*, *Lycopsis*, *Lithospermum* und *Pulmonaria* zu. Die Blüten von *Anchusa italica* (Fig. 90) haben eine Krone, deren leuchtend blauer Saum sich zu einer Schaufläche von ca. 30 mm Durchmesser flach ausbreitet, während die 8—9 mm lange Röhre innen 3—4 mm weit ist und im Grunde den von der Unterlage des Fruchtknotens ausgeschiedenen Nektar beherbergt. Im Schlunde der Krone stehen fünf weiße aufgerichtete, ca. 3 mm lange, mit einer pinselförmigen Behaarung versehene Hohlschuppen, die als Saftmal dienen, gleichzeitig aber zusammen mit den ebenso weit aus der Röhre hervorragenden fünf Staubblättern und dem Griffel den Blüteneingang so verengen, daß anfliegende Insekten nur ihren Rüssel hineinstecken können. Hauptsächlich ist es die Mauerbiene *Osmia rufa* (Taf. I, Fig. 9), welche die Blüten besucht und mit ihrem 7—9 mm langen Rüssel den Nektar aufsaugen kann, außerdem noch andere Immen von ähnlicher Rüssellänge. Da die Narbe etwas über die gleichzeitig entwickelten, nach innen sich öffnenden Antheren emporragt, wird sie von dem Rüssel der besuchenden Bienen immer eher berührt, als der Pollen derselben Blüte, und mit fremdem Blütenstaub belegt.

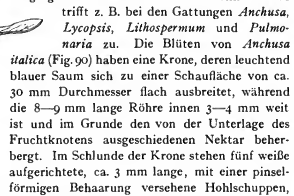


Fig. 90. *Anchusa italica.* Blüte im Längsschnitt, 1½fach vergr.

Im Falle des Ausbleibens von Bestäubern kann beim Abblühen noch spontane Selbstbestäubung eintreten, da jetzt die am Grunde sich ablösende Krone abfällt und dabei die Antheren an der Narbe vorüberstreifen.

Im übrigen wird bei einer besonderen Gruppe innerhalb dieser engröhrigen Immenblumen Fremdbestäubung durch das uns bereits bekannte Mittel der Heterostylie erreicht, die bei allen Arten der *Borraginaceen*-Gattung *Pulmonaria* und bei weitaus den meisten der zahlreichen *Primula*-Arten in der Form des Dimorphismus ausgebildet ist. Man kann sie im Frühling an den beiden bei uns häufigen gelben Himmelschlüsseln (*Primula elatior* und *P. officinalis*) beobachten, die einander sehr ähnlich, dennoch als „feindliche Brüder" getrennt voneinander leben, indem sich *P. elatior*, durch größere und heller gefärbte Blumen kenntlich, an feuchteren Stellen, besonders der zu dieser Jahreszeit noch blattlosen Laubwälder und Gebüsche ansiedelt, während die etwas später zur Blüte kommende *P. officinalis* trocknere Plätze und offene Wiesen bevorzugt. Die in Dolden stehenden Blüten (Fig. 91) haben einen bauchigen fünfzipfeligen Kelch, der durch seine hellgrüne Färbung nicht wenig zur Hervorhebung der Blütenstände beiträgt, und eine Krone mit einer hohlzylindrischen Röhre und einem bei *P. elatior* fast flach, bei *P. officinalis* mehr schalenförmig ausgebreiteten Saume. An den langgriffeligen Stöcken sind die fünf Staubblätter mit ihren sehr kurzen Filamenten inwendig in der Mitte der Kronröhre, die sich von hier aus nach oben ein wenig erweitert, eingefügt, während der Griffel so lang ist, daß die Narbe in den Eingang der 12—14 mm langen Kronröhre zu stehen kommt. Bei der kurzgriffeligen Form, deren Kronröhre etwas länger ist, erweitert sich diese ebenfalls an der Einfügungsstelle der Staubblätter, und zwar fast auf die doppelte Weite des unteren Teiles, aber die Staubblätter stehen hier etwa 3 mm unterhalb des Schlundes und ihre Antheren in derselben Höhe über dem Blütengrund, wie in der langgriffeligen Form die Narbe; umgekehrt nimmt hier die Narbe dieselbe

Höhenstufe ein, wie in der langgriffeligen Form die Antheren. Die normalen Bestäuber der Blumen sind langrüsselige Immen, besonders Hummeln, die sich am Saum der mehr oder weniger abwärts geneigten Blüte festhalten und den Kopf in den Blüteneingang stecken, um den im Grunde von der Basis des Fruchtknotens abgesonderten Nektar zu saugen. Obwohl die Hummeln ihren ca. 5 mm langen Kopf in die Kronröhre einführen können, so ist immerhin ein wenigstens 7 bis 11 mm langer Rüssel erforderlich, um den Nektar zu erreichen. Beim Saugen müssen die Hummeln mit ihrem Kopfe die im Blüteneingang stehenden, mit den Kieferladen die in halber Höhe der Kronröhre befindlichen Geschlechtsorgane berühren, infolgedessen behaften sie sich an diesen beiden Stellen mit dem Pollen der beiderlei Blütenformen und setzen ihn an den in entsprechender Höhe stehenden Narben ab, d. h. sie bewirken „legitime" Kreuzungen, die nach den Versuchen von Darwin auch bei den *Primula*-Arten hinsichtlich der Samenbildung von viel

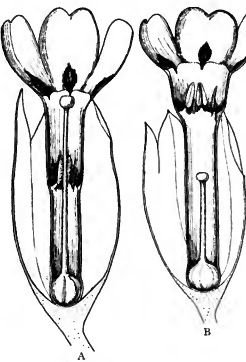


Fig. 91. *Primula officinalis.*
A langgriffelige, B kurzgriffelige Form im Längsschnitt; 4fach vergr.

besserem Erfolg sind als die illegitimen. Auch von Schmetterlingen, besonders von dem im zeitigen Frühjahr fliegenden Zitronenfalter (*Gonepteryx rhamni*, Taf. II, Fig. 16) erhalten die Blumen der gelben Himmelschlüssel Besuche, die legitime und illegitime Bestäubungen zur Folge haben; kurzrüsselige Hummeln, wie *Bombus terrestris*, gewinnen dagegen nicht selten den Nektar durch Einbruch, indem sie die Kronröhre dicht über dem Kelch durchbeißen und durch dieses Loch den Nektar stehlen, ohne die Blüten zu befruchten.

Ganz ähnliche Bestäubungseinrichtungen zeigen die *Pulmonarien*, bei denen (wenigstens in dem von Hildebrand für *P. officinalis* untersuchten Falle) illegitime Bestäubungen zu gar keiner Samenbildung führen, und die durch einen eigentümlichen Farbenwechsel der Krone während der Anthese bemerkenswert sind. Die Kronen der eben aufgegangenen Blüten sind nämlich rot, später färben sie sich in blauviolett um, so daß die Blütenstände zweifarbig und deshalb in erhöhtem Maße augenfällig werden. Kluge Immen, wie besonders die im zeitigen Frühjahr zur Blütezeit der *Pulmonarien* fliegende, langrüsselige Pelzbiene *Anthophora pilipes*, besuchen nur die jungen roten Blüten, deren Nektar noch nicht von anderen Besuchern ausgebeutet, deren Bestäubung aber ebenfalls noch nicht vollzogen worden ist. Ein anderer häufiger Bestäuber der Blüten, die Mauerbiene *Osmia bicolor*, die sich und ihre Brut fast ausschließlich mit Nektar und Pollen von *Pulmonaria officinalis* ernährt, besucht anscheinend rote und blaue Blumen ohne Auswahl.

Von den hier an einigen Beispielen geschilderten engröhrigen Immenblumen führen ganz allmähliche Übergänge zu den später zu betrachtenden Falterblumen, indem die im Grunde Nektar bergenden Blumenröhren sich immer mehr vertiefen und entweder im ganzen oder an ihrem Zugang sich so verengen, daß der Nektar zunächst nur noch langrüsseligen Immen und schließlich nur Schmetterlingen zugänglich ist. Solche Zwischenstufen zeigen viele *Primula*-Arten, unter denen endlich *P. longiflora* Kronröhren von

17—25 mm Länge bei der langgriffeligen und von 24—27 mm Länge bei der kurzgriffeligen Form besitzt, deren Weite kaum 3 mm beträgt und sich im Eingang noch auf 2 mm verengt.

Eine solche Mittelstufe zwischen Bienen- und Hummelblumen nehmen u. a. auch die Blüten von *Cuphea petiolata*, einer in Nordamerika einheimischen *Lythracee*, ein, die man nach ihrer Einrichtung (Fig. 92) für Falterblumen halten könnte,

Fig. 92. *Cuphea petiolata.*

A junge, im männlichen Zustand befindliche Blüte längs durchschnitten; B dieselbe von vorn; C mittlerer Teil einer älteren, im weiblichen Zustand befindlichen Blüte von vorn; *E* Blüteneingang, *S* Saftmal, *G* Griffel, *N* im Blüteneingang stehende Narbe; 3fach vergr.

die aber in ihrer Heimat von langrüsseligen Immen besucht werden. Die nektarbergende Blumenröhre wird hier durch den hohlzylindrischen Kelch gebildet und hat eine Länge

von ca. 20 mm bei 5 mm Höhe und 3,5 mm Breite. Der Kelch ist purpurrot mit 12 dunkleren Längsnerven, außen, wie überhaupt die ganze Pflanze, zum Schutz gegen aufkriechende Insekten mit sehr zahlreichen, äußerst klebrigen Drüsenhaaren besetzt und geht am vorderen Ende in sechs Zipfel aus, zwischen denen sich kaum wahrnehmbare Reste von grünlichen Außenkelchblättern befinden; an ihrer Oberseite endet die ungefähr wagerecht stehende Kelchröhre in eine nach hinten gerichtete Aussackung, den Safthalter. Von den sechs zwischen den Kelchzipfeln eingefügten purpurvioletten Kronblättern sind die beiden oberen bedeutend größer, aufgerichtet und mit Ausnahme der Adern und des Randes dunkelviolett gefärbt. Zwischen ihnen erhebt sich als kontrastierendes Saftmal der vergrößerte, weißliche, mit purpurnen Adern gezierte oberste Kelchzipfel, der in seinem untersten Teil eine solche Längsfaltung zeigt, daß hier ein enger Zugang zu der Kelchröhre entsteht. Denn im übrigen ist der Kelcheingang durch eine dichte wollige Behaarung versperrt. Von den nach der Sechszahl der Blüte zu erwartenden 12 Staubblättern fehlen die zwei obersten vor den umgebildeten Kelchzipfel fallenden, und dadurch wird der Zugang zum Blütengrunde frei gehalten; die vorhandenen zehn Staubblätter sind an ihren Filamenten so mit der Kelchwand verwachsen, daß sie nur in ihren vorderen, nach oben gebogenen Teilen sich von ihr loslösen. Die den Blüteneingang verstopfenden Wollhaare sind purpurviolett gefärbt und entspringen teils auf der Innenseite der unteren Kelchzipfel, teils sind die Filamente der beiden seitlichen, zweitoberen Staubblätter damit dicht besetzt, und auch die Innenseite des Saftmalzipfels, das obere Ende des Griffels und einige der übrigen Staubfäden sind weichhaarig. Am Grunde des Fruchtknotens befindet sich auf seiner nach oben gerichteten Seite ein halbkreisförmiger, wallartiger Diskus, der Nektar in den sackförmigen Fortsatz des Kelchgrundes absondert. Durch ausgesprochene Protandrie der Blüten ist bei Eintritt von Insektenbesuch die Allogamie gesichert. Die

Besucher, denen wohl die Behaarung der Blüte zum Festhalten dient, da die vier kleinen Kronblätter abwärts gerichtet sind, behaften ihren Rüssel, wenn sie ihn in eine jüngere Blüte einführen, an der Unterseite mit Pollen, weil die aufgesprungenen Antheren sich ihnen gerade in den Weg stellen und ihren weißlichen Blütenstaub an der Oberseite darbieten. Nach dem Verstäuben entfernen die Staubfäden durch Streckung nach vorn und unten ihre Antheren aus dem Blumeneingang, und die kleine, kopfige Narbe tritt an ihre Stelle, da der Griffel, der im ersten Blütenstadium unausgewachsen und narbenlos in der Kelchröhre verborgen lag, sich im zweiten Stadium streckt und durch Aufwärtsbiegung an seinem Vorderende die Narbe in den Blüteneingang stellt.

B. WEITRÖHRIGE IMMENBLUMEN.

Von ganz anderer Art als bei den engröhrigen ist der Blütenmechanismus der weitröhrigen Immenblumen. Man versteht darunter solche, bei denen die Blütenhüllen durch Verwachsung oder dichtes Aneinanderliegen ihrer Blattorgane große, den Dimensionen der Bestäuber entsprechende Behältnisse bilden, in welche die besuchenden Immen mit ihrem ganzen Körper oder dem größten Teil davon eindringen. Sie halten sich darin nur so lange auf, als zum Saugen des nie fehlenden Nektars und Einsammeln des Pollens erforderlich ist, und vollziehen in der Regel infolge der sehr häufigen Dichogamie der Blüten Fremdbestäubungen. Die hierher gehörigen Blumen haben entweder aktinomorphe, und dann aufrechte oder hängende, oder aber zygomorphe und zugleich aufrechte Kronen; danach können wir einen trichterigen, einen glockigen und einen zygomorphen Typus unterscheiden.

Eine trichterige Immenblume ist die Herbstzeitlose (*Colchicum autumnale*, Fig. 93). Die Blüten dieser *Liliacee* werden an der unterirdischen Knolle meist zu 3—4 in einer Dolde mit sehr kurz gestielten Einzelblüten angelegt und treten

bei uns Ende August bis Anfang Oktober, wenn die Pflanze gar keine oberirdischen Laubblätter besitzt, als fleischrote, *Crocus*-ähnliche Becher über den Boden hervor. Es geschieht dies durch Streckung der Röhre, zu welcher die sechs Blütenhüllblätter in ihrem unteren Teil miteinander verschmolzen sind, und welche schließlich eine Länge von 20 cm erreichen kann. Sie erweitert sich oben zu einem aufrecht stehenden Trichter aus drei äußeren und drei inneren stumpfen Abschnitten von 3—5 cm Länge, die namentlich an jungen Blüten in ihrer Größe recht verschieden sind: hier ist der äußere unpaare Abschnitt deutlich länger und breiter als alle übrigen und der ihm gegenüberstehende innere ist der kürzeste; da die Blüte während der Anthese noch weiter wächst, so gleicht sich dieser Unterschied an älteren Blüten etwas aus. Dem Grunde der Perigonabschnitte sind die sechs Staubblätter eingefügt, die auf 9—24 mm langen Filamenten die am Rücken befestigten Antheren tragen; außen an der Basis jedes Filamentes befindet sich eine orangefarbene Anschwellung, die Nektar absondert, und dieser sammelt sich in einer hier anschließenden kurzen Rinne am Grunde der Perigonzipfel, die von Wollhaaren als Saftdecke begrenzt wird. Im Grunde der langen, weißen, stielartigen Perigonröhre steht ein dreifurchiger Fruchtknoten mit drei so langen Griffeln, daß sie die Perigonröhre durchziehen und anfänglich die Antheren bis um 1 cm überragen; am Ende sind sie hakig gebogen und tragen einen einseitigen Besatz von Narbenpapillen. Sogleich beim Aufgehen der Blume sind die Narben entwickelt, die Antheren aber noch geschlossen, die Blüte ist also proto-

Fig. 93.
Colchicum autumnale.
Blühende Pflanze, längs durchschnitten, in $^{2}/_{3}$ der nat. Gr.

gynisch. Während der Anthese wachsen alle Blütenteile noch erheblich, doch verteilt sich diese Verlängerung auf die einzelnen Organgruppen derart ungleich, daß der Höhenabstand zwischen Antheren und Narben immerfort abnimmt und die Narben, welche anfangs über die Antheren hinausragten, später von ihnen eingeholt und endlich sogar überholt werden. Solange das Wachstum der Blütenhülle andauert, besitzt sie die Fähigkeit, sich unter dem Einfluß von Licht und Temperatur zu öffnen und zu schließen, so daß sie sich nur an warmen und sonnigen Tagen vollständig ausbreitet, an kühlen und regnerischen aber geschlossen bleibt. Bei gutem Wetter locken die sehr augenfälligen, schwach wohlriechenden Blumen zahlreiche Insekten an, besonders Hummeln und Honigbienen, die beim Hineinkriechen in die Blüten sowohl Narben wie Antheren berühren und im ersten Blütenstadium Xenogamie vollziehen; weitere Besucher sind pollenfressende Schwebfliegen und einige saugende Falter. Im zweiten Blütenstadium findet man die Narben in gleicher Höhe mit den Antheren und diese in der Regel geöffnet, mit der aufgesprungenen Seite nach außen. Im dritten Stadium drehen sich die Antheren so, daß sie ihre mit Pollen bedeckte Seite nach oben oder nach innen wenden, und die zwischen ihnen befindlichen Narben können nun beim Schließen der Blüte, also vornehmlich bei schlechter Witterung, gegen die Antheren gedrückt und spontan bestäubt werden.

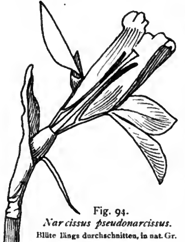


Fig. 94.
Narcissus pseudonarcissus.
Blüte längs durchschnitten, in nat. Gr.

Von monokotyledonischen Vertretern dieses Blütentypus kann noch die im übrigen ganz verschieden aufgebaute Blume des Märzbechers (*Narcissus pseudonarcissus*, Fig. 94) genannt

werden. Die hellgelben Blumen sind homogam und besitzen ein auf dem unterständigen Fruchtknoten eingefügtes Perigon, dessen unterster, ca. 15 mm langer Teil zu einer trichterigen Röhre verwachsen ist, während der obere aus sechs sich auf einen Durchmesser von 40—60 mm flach ausbreitenden Abschnitten besteht; aus dem Schlunde ragt aber eine als etwas erweiterte Röhre von ca. 15 mm Weite noch 25 mm vorspringende Nebenkrone. Der Nektar findet sich reichlich im Blütengrunde und ist durch die Zwischenräume zwischen den sechs, ungefähr 6 mm über dem Blütengrund eingefügten Staubfäden zugänglich. Die Antheren stehen dicht um den Griffel, von dessen Narbe sie etwas überragt werden, und bepudern die Nektar saugenden langrüsseligen Immen an der Brust mit Pollen. Da die Insekten aber die Narbe früher berühren als die Antheren, so setzen sie an ihr Blütenstaub aus vorher besuchten Blüten ab, bewirken also Fremdbestäubung.

Eine in gewisser Hinsicht ähnliche, aufrecht stehende Glocke bilden die Kronen bei denjenigen Enzianen (*Gentiana*), die von der Systematik zu den Sektionen *Pneumonanthe* und *Thylacites* gestellt werden und hier durch die an Formen reiche *G. acaulis* (Fig. 95) vertreten sein mögen. Deren Krone zeigt, soweit sie nicht vom Kelch eingeschlossen wird, eine prächtige dunkelblaue Farbe und ist von außergewöhnlicher Größe, da ihre keulig-glockige Röhre eine Länge von 35 bis über 40 mm erreicht. Im Grunde ist sie nur 3—4 mm weit, dann erweitert sie sich im untersten Drittel gleichmäßig auf 7—8 mm Durchmesser und ist hier mit den fünf Staubfäden verwachsen, die als radiale Leisten so weit nach innen vorspringen, daß sie bis an den Fruchtknoten reichen und den Blütengrund in fünf nach unten kegelförmig verengte Kammern teilen, in deren unterstem Abschnitt sich die als gelbliche Vorsprünge am Fruchtknoten sitzenden Nektarien befinden. Nach aufwärts wird die mit Längsfurchen und Längsfalten versehene Krone glockig und erreicht einen Durchmesser von 15—17 mm, um sich gegen den Saum hin

etwas zu verengen und endlich ihre fünf breiten, durch Zwischenfalten getrennten Zipfel so weit auseinanderzulegen, daß am oberen Eingang eine Schaufläche von 30—35 mm Durchmesser entsteht. In der Nacht und bei ungünstiger Witterung sind die Blumen durch Zusammenfaltung und Drehung der Krone geschlossen, im Sonnenschein wenden sie ihre geöffnete Mündung der Sonne zu. Der lange, schlanke Fruchtknoten geht allmählich in einen Griffel über, der an seinem Ende eine zweilappige, gefranste Narbe entwickelt; doch ist diese erst längere Zeit nach dem erstmaligen Aufgehen der Blüte und dem Platzen der Antheren ausgebildet und überragt dann um etwa 4 mm die letzteren, die nebst den freien Staubfadenenden die Spitze des Pistills dicht umschließen und sich auf ihrer Außenseite mit Pollen bedecken. Die auf die Blüten anfliegenden Hummeln werden durch Saftmale im Innern der Krone, nämlich 15 stärkere und 15 schwächere dunkelblaue Punktstreifen, und die hellblauen Filamente zu den fünf Nektarzugängen

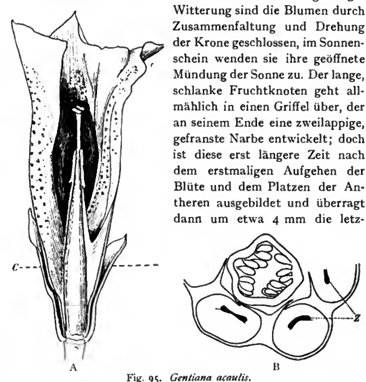


Fig. 95. *Gentiana acaulis.*
A Blüte im Längsschnitt, $1^2/_3$ fach vergr.; B Querschnitt durch die Blüte in der Höhe der Linie C in Fig. A, um die Zugänge zum Nektar Z zu zeigen; 4 fach vergr.

geleitet, die im Blütengrunde den Fruchtknoten umgeben, wie die fünf Kammern einer Revolverwalze — eine Ähnlichkeit, die A. von Kerner veranlaßt hat, diese und ähnlich gebaute Blumen als Revolverblüten zu bezeichnen. In die Blumen eindringende Hummeln beladen sich am Rücken mit Pollen und vollziehen wegen der Protandrie der Blüten und der gegenseitigen Stellung der Geschlechtsorgane Allogamie. An den alpinen und subalpinen Standorten der Pflanze ist aber wegen der häufig längere Zeit anhaltenden schlechten Witterungsverhältnisse und des alsdann ausbleibenden Insektenbesuches die Möglichkeit von spontaner Autogamie für die Blumen von großer Wichtigkeit: sie wird dadurch gewahrt, daß die Blüten im geschlossenen Zustand eine hängende Stellung einnehmen, wobei ausgefallener Pollen in den Falten der Krone abwärts gleitet und auf die Narbe gelangt.

Eingeschlechtig sind bei einer ähnlichen Einrichtung die Blüten der Kürbisse, Gurken und überhaupt fast aller *Cucurbitaceen*, unter denen die beiden in Deutschland einheimischen Zaunrübenarten (*Bryonia alba* und *B. dioica*) fast ausschließlich durch die Grabbiene *Anthrena florea* befruchtet werden, die bei etwa 12 mm Körperlänge einen 3 mm langen Rüssel besitzt und ihren Bedarf an Blumennahrung ausschließlich den Blüten dieser Pflanzen zu entnehmen scheint. *Bryonia dioica* (Fig. 96) ist zweihäusig ohne eine Spur des andern Geschlechtes in den Blüten; ihre grünlichgelben Kronen sind in ihrem untersten Teil zu einem halbkugeligen Napf verwachsen, dessen nackter Boden Nektar absondert, während sie sich oben mit fünf Zipfeln auseinanderbreiten. Die Krone ist an den männlichen Blüten ungefähr 10, an den weiblichen nur etwa 6 mm lang. In den männlichen sind über dem nektarhaltigen Grunde fünf dicke und kurze Staubblätter eingefügt, deren breite Mittelbänder und Antheren dicht aneinander liegen und den Nektarbehälter überdecken; auch seitlich sind zu diesem nur drei schmale spaltenförmige Zugänge vorhanden, welche dadurch entstehen, daß zwei

Paare von Staubfäden miteinander verwachsen sind, das fünfte aber frei ist; diese Zugänge sind noch durch lange Haare verdeckt. In den weiblichen Blüten entspringt von dem unterständigen Fruchtknoten inmitten des Nektarbehälters ein kräftiger Griffel, der sich oben in

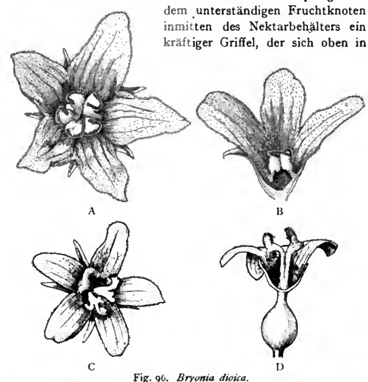


Fig. 96. *Bryonia dioica.*
A u. B männliche Blüte von oben und im Längsschnitt; C u. D weibliche Blüte ebenso. 3fach vergr.

drei breite zweispaltige Äste mit zottigen Narbenpapillen auseinanderlegt; diese sowie zwischen ihnen im unteren Teil der Krone sitzende Haarbüschel versperren den Nektarbehälter bis auf enge Zugänge. Die weiblichen Blüten werden, wenn Insektenbesuch stattfindet, natürlich immer vermittelst Xenogamie bestäubt. An und für sich wäre der Nektar in beiderlei Blüten sehr mannigfachen und auch vielen kurzrüsseligen

Insekten zugänglich, und die *Bryonia*-Blüten müßten zu der Blumenklasse *B* gerechnet werden, wenn bei ihnen nicht unverkennbare Anpassungen an *Hymenopteren* und insbesondere an Grabbienen vorlägen. Denn wenn auch viele Insekten diese Blüten wegen ihrer Unscheinbarkeit sowie wegen der verborgenen Lage und schweren Erreichbarkeit des Nektars nicht besuchen, so ist doch gerade das Hindurchdrängen des Kopfes zwischen dicht aneinanderschließenden Blütenteilen vorzüglich Sache der Bienen, Grabwespen und Faltenwespen, und speziell die Vorliebe von *Anthrena florea* für die von andern Insekten wenig beachteten, unscheinbaren *Bryonia*-Blüten deutet darauf hin, daß auch deren Farbe der Grabbiene angenehm sein muß.

Dem Typus der weitröhrigen Immenblumen lassen sich am ehesten noch die höchst eigenartigen Blüten der Schwertlilien (*Iris*) anschließen, deren Bau schon von Kölreuter im wesentlichen richtig gedeutet und von Sprengel ausführlich dargelegt worden ist. Er stimmt bei den einzelnen Arten, mit Ausnahme von *I. pseudacorus* unter den einheimischen, in hohem Grade überein und soll hier für *I. germanica* (Fig. 97) näher erläutert werden. Auf dem durch Hochblätter verhüllten Fruchtknoten erhebt sich die sehr ansehnliche blauviolette Blütenhülle, die aus 6 am Grunde zu einer 22 mm langen und 4 mm weiten zylindrischen Röhre zusammengewachsenen Blättern besteht. Die drei äußeren sind ungefähr 7,5 cm lang und biegen sich in ihrem vorderen, dunkelvioletten, 3,5 cm breiten Teil nach abwärts, während ihre verschmälerte untere Hälfte als Saftmal und Halteplatz für anfliegende Hummeln ausgebildet ist; hier tragen sie nämlich einen längs verlaufenden, orangegelben Bart aus aufwärts gerichteten Haaren und sind mit dunkelblauen Adern auf weißem Grunde geziert. Die inneren Blütenhüllblätter sind heller blau gefärbt, am Grunde schmutzig weißlich mit dunklen Adern, 6,5 cm lang, und neigen aufwärts gewendet über der Blütenmitte helmartig zusammen. Der vom Fruchtknoten ausgehende Griffel ist in seinem unteren

Teil mit der Blütenröhre zusammengewachsen und teilt sich in der Höhe, wo die Blütenhüllblätter frei werden, in drei hellblaue, 45 mm lange, sich genau über den äußeren Blütenhüllblättern auseinanderspreizende Griffelblätter, welche an ihrer Unterseite unmittelbar hinter dem Ausschnitt an ihrer Spitze ein

Fig. 97. *Iris germanica.*

A Blume von der Seite; *1, 2, 3* die drei äußeren bärtigen, *4, 5, 6* die drei inneren aufgerichteten Blütenblätter, *G* einer der drei Griffelschenkel mit dem Narbenläppchen und einer darunter sichtbaren Anthere; B ein äußeres Blütenblatt, das darüber stehende Staubblatt und ein Griffelschenkel mit Narbenläppchen im Längsschnitt; C Griffelschenkel mit Narbenläppchen und Staubblatt von unten. Nat. Gr.

mondsichelförmiges Läppchen tragen; dieses stellt, da sich an seiner nach oben gewendeten Fläche die Narbenpapillen

ausbilden, eine Narbe dar. Die drei Staubblätter entspringen von der Blütenröhre mitten vor den äußeren Blütenhüllblättern und legen sich in bogig aufsteigendem Verlauf der Unterseite der Griffelblätter dicht an; ihre weißen Filamente sind 16 mm lang, die schlanken, weißen Antheren öffnen sich auf der nach unten gewendeten Seite, haben im aufgesprungenen Zustand eine Länge von 9 mm und liegen mit ihrer Spitze dicht hinter dem Narbenläppchen. Der Nektar erfüllt den Hohlraum, welcher die Griffelbasis umgibt und infolge des dichten Zusammenschlusses der unteren Teile der Blütenblätter und des leistenförmigen Vorspringens der Staubfäden in sechs enge Kanäle zerfällt, die sich noch ca. 6 mm weit in die Blütenröhre hinunterziehen und nur zu beiden Seiten einer Filamentbasis am Grunde der Griffelblätter zugänglich sind. Um den Rüssel hier einführen zu können, müssen Hummeln, die auf einem der äußeren Blumenblätter angeflogen sind, auf diesem vorrücken, wobei sie sich an dem gelben Bart festhalten und unter die von einem Griffelblatt gebildete Überdachung kriechen, die sich in einem Abstand von etwa 10 mm über dem Blumenblatt hinzieht. Auch Hummeln, die eine geringere Körperhöhe besitzen, streifen durch die Barthaare gehoben mit ihrem Rücken dabei an die unter dem Griffelblatt liegenden Befruchtungsorgane an und behaften sich in jüngeren Blüten mit Pollen, ohne solchen auf der Narbe abzusetzen, weil jetzt zwar die Antheren geöffnet, die Narbenläppchen aber noch dem Griffelblatt dicht angedrückt und nicht bestäubungsfähig sind. In einem späteren Stadium der protandrischen Blüte biegen sich die Narbenläppchen herunter und stellen ihre vordere, nun mit Papillen besetzte Fläche vor den Antheren den eindringenden Besuchern so in den Weg, daß diese etwa an ihrem Rücken hängenden Pollen unfehlbar auf der Narbe abstreichen müssen. Auch in diesem Stadium wird Autogamie dadurch vermieden, daß die Hummeln, wenn sie sich nach dem Saugen aus der Blüte zurückziehen, rückwärts herauskriechen und dabei das Narbenläppchen von

hinten gegen das Griffelblatt heraufdrücken, ohne mit seiner vorderen papillösen Fläche in Berührung zu kommen. Nur dann könnte Autogamie eintreten, wenn in einer älteren Blüte die Hummel den soeben gesammelten Pollen auf die benachbarte Narbe derselben Blüte überträgt. Spontane Selbstbestäubung ist unmöglich.

Die Blüteneinrichtung von *Iris pseudacorus*, deren goldgelbe Blumen unbebärtet und durch sehr kleine innere Blütenblätter ausgezeichnet sind, ist dadurch sehr bemerkenswert, daß von ihr zwei Formen bei uns vorkommen, deren eine ebenfalls der Bestäubung durch Hummeln angepaßt ist, während die andere auf kleinere Insekten, nämlich Schwebfliegen, berechnet ist; eine Verschiedenheit, die sich darin ausspricht, daß bei der letzteren Form das Griffelblatt dicht über dem äußeren Blütenhüllblatt steht, so daß beim Einkriechen die kleinen Kegelfliegen (*Rhingia rostrata*) Narbe und Pollen berühren müssen, während Hummeln der Eingang versagt ist, und daß bei der Hummelform der Abstand des Griffelblattes vom Blütenblatt 6—10 mm beträgt, die Geschlechtsorgane also nur vom Hummelrücken, aber nicht von Schwebfliegen erreicht werden. Es liegt hier einer der wenigen bekannten Fälle von „Dientomophilie“ vor, d. h. eben die Erscheinung, daß zwei Formen derselben Spezies sich in ihrer Bestäubungseinrichtung zwei verschiedenen Kreisen von besuchenden Insekten angepaßt haben.

Der glockige Typus der weitröhrigen Immenblumen unterscheidet sich von dem trichterigen nur durch die Umkehrung der Blume, die also herabhängt und ihre Mündung nach unten wendet; durch diese Lage wird in einfacher Weise der Schutz von Nektar und Geschlechtsorganen gegen Regen erreicht, sodann eine andere Art des Eindringens der Besucher in die Blüte bedingt. Die Glockenblumen, d. h. zahlreiche Arten der Gattung *Campanula* und ihrer Verwandten, bieten das am nächsten liegende Beispiel für diesen Typus und zugleich für eine die Allogamie mit großer Sicherheit herbeiführende protandrische Blüteneinrichtung, die

dennoch auf spontane Autogamie als Notbehelf nicht verzichtet. Die Einrichtung dieser *Campanulaceen*-Glockenblumen läßt sich u. a. leicht an den sehr großen Blüten der *Canarina campanula* (Fig. 98) studieren, einer auf den Kanarischen Inseln einheimischen, bei uns in Kalthäusern und an der Riviera auch im Freien gezogenen Staude. Ihre im entwickelten Zustand hängenden Blumen sind sechszählig, haben einen aus schmalen, grünen Blättern bestehenden, nach hinten geschlagenen Kelch und eine gegen 50 mm lange Krone, die im Grunde etwa 15, am Eingange 45—50 mm weit ist; auf ihrer Außenseite ist sie ockergelb, gegen den Saum hin bräunlichrot angeflogen, mit rotbraunen Adern gezeichnet, innen zeigt sie eine ähnliche, im Grunde eine rotbraune Färbung. Dort findet man den von einem unterständigen Fruchtknoten entsprin-

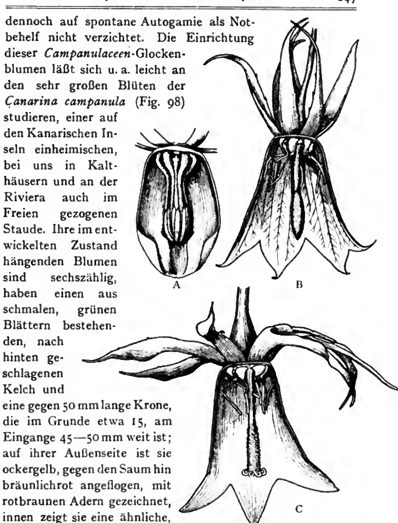


Fig. 98. *Canarina campanula.*
A Blütenknospe kurz vor dem Aufgehen, längs durchschnitten; B geöffnete jüngere Blüte im männlichen Zustand, längs durchschnitten; C ältere Blüte im weiblichen Zustand, längs durchschnitten. Nat. Gr.

genden Griffel, umgeben von den sechs Staubblättern, welche zwischen ihren rotbraun überlaufenen Basen die Zugänge zum Nektar frei lassen; dieser wird im Blütengrunde so reichlich abgesondert, daß er oft aus der Blüte heraustropft. Wie bei den *Campanulaceen* überhaupt, sind die Staubblätter bereits verwelkt, sobald die Blume aufgeht: in der herangewachsenen Knospe umschließen sie mit ihren oberen Teilen eng den Griffel, der oberwärts mit einer steifen Behaarung versehen ist, und ihre Antheren öffnen sich an der Innenseite, wobei sie den hellgelben Pollen zwischen die Haare des Griffels absetzen, dessen Narben jetzt noch zusammengelegt, unentwickelt und unzugänglich sind. Nach der Entleerung der Antheren schrumpfen die Staubblätter zusammen und ziehen sich in den Blütengrund zurück, während der 30 mm lange Griffel, in seiner oberen Hälfte über und über mit Pollen bedeckt, wie ein Kolben mitten in der sich nun öffnenden Blüte stehen bleibt und für die Besucher eine bequeme Stange darstellt, an der sie zum Nektar im Blütengrunde hinaufklettern, zugleich aber auch auf ihrer Unterseite sich mit Pollen beladen. Erst später, in der Regel nachdem der Pollen von Insekten abgeholt ist, legt sich die Griffelspitze in sechs Ästchen auseinander, die auf der Innenseite die Narbenflächen tragen und sich so weit auseinander spreizen, daß sie von anfliegenden Insekten berührt und gewöhnlich auch mit Pollen aus einer jüngeren Blüte bestäubt werden müssen. Schließlich krümmen sich die Griffelästchen so weit nach hinten zurück, daß die Narbenspitzen an die Außenseite des Griffels anstoßen und sich dort spontan bestäuben, wenn der Pollen noch nicht entfernt worden ist. Bei der Gattung *Campanula* mit meist blauen oder violetten Blumen ist die Blüteneinrichtung der von *Canarina* in allen Hauptpunkten gleich, nur sind die Blüten fast immer fünfzählig und die Kronen bei den einzelnen Arten von sehr verschiedener Größe und etwas verschiedener Gestalt; auch sind sie nicht immer hängend, sondern oft mit dem Eingang nach oben gewendet und dann also dem vorhergehenden Typus zugehörig. Den Dimensionen der Blumen

entsprechend sind die normalen Bestäuber bald größere, bald kleinere Immen, neben denen sich auch Angehörige anderer Insektenabteilungen als mehr oder weniger unnütze Gäste an den Blüten einfinden.

Durch dichtes Aufeinanderliegen der Blütenhüllblätter kann, ohne daß sie miteinander verwachsen, die Glockengestalt der Blume ebenfalls zustande kommen. So bei den *Fritillaria*-Arten, die bei uns außer der in Gärten überall angepflanzten, aus Asien stammenden Kaiserkrone (*F. imperialis*) nur durch die seltene Schachblume (*F. meleagris*, Fig. 99) vertreten sind. Sie führt ihren Namen von der schachbrettartigen Zeichnung auf der aus sechs Blättern bestehenden Blütenhülle, welche auf weißrötlichem Grunde kleine hell und dunkelrote Quadrate zeigt, die in senkrechten und wagerechten Reihen angeordnet sind. Diese sechsblättrige abwärts hängende Blütenglocke ist 30 bis 37 mm lang, 20 bis 30 mm weit und am Eingang häufig verengt. An der Innenseite trägt jedes Blütenblatt eine etwa 8 mm über seinem Grunde beginnende und als flache Vertiefung sich fast bis zur Spitze fortsetzende Längsfurche, in der Nektar abgesondert und geborgen wird. Der im Grunde der Blüte stehende Fruchtknoten trägt einen Griffel mit drei Narbenästen, die sich auseinanderbreiten und befruchtungsfähig sind, sobald die Blüte sich öffnet; sechs Staubblätter umschließen ihn dicht, ihre goldgelben Antheren reichen mit ihrer Spitze bis ans Ende des Griffels, sind aber anfänglich noch geschlossen, und später, wenn sich zuerst die des äußeren, dann auch

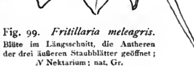


Fig. 99. *Fritillaria meleagris.* Blüte im Längsschnitt, die Antheren der drei äußeren Staubblätter geöffnet; *N* Nektarium; nat. Gr.

die des inneren Kreises geöffnet und ringsum mit Pollen bedeckt haben, sind sie so stark verkürzt, daß ihre Spitzen etwa 7 mm hoch über dem Griffelende stehen. Durch diese Protogynie der Blüten wird bei Eintritt von Hummelbesuch die Fremdbestäubung in hohem Grade begünstigt. Die Hummel pflegt außen auf der Blütenhülle anzufliegen, um den unteren Rand herum ins Innere zu kriechen und an der Innenseite eines Blütenblattes in die Höhe zu klettern, bis sie bequem den Nektar auflecken kann; dabei streift das Tier mit dem Rücken in jüngeren Blüten einen Narbenast und belegt ihn mit Pollen aus einer früher besuchten älteren Blüte, bewirkt also, da die Pflanze meist einblütig ist, Xenogamie. Aber auch in älteren Blüten, die bereits Pollen darbieten, ist Allogamie gesichert, weil die aufkriechenden Hummeln die Narbenäste eher berühren als die höher stehenden Antheren. Wenn bis gegen das Ende der Anthese, die fünf Tage dauert, keine Bestäubung erfolgt ist, so tritt spontane Autogamie dadurch ein, daß einer der sechs Staubfäden sich so weit verlängert, daß seine Anthere mit der jetzt noch frischen Narbe in Berührung kommt.

Der von Delpino besonders unterschiedene Fingerhuttypus der weitröhrigen Blumen, der u. a. in der Familie der *Scrophulariaceen* vertreten ist, kann wohl dem glockigen angereiht werden, von dem er sich durch eine schräg abwärts gerichtete, nicht hängende Lage der symmetrisch gebauten Kronen und durch einseitige Anordnung der Befruchtungsorgane entweder an der oberen oder an der unteren Seite der Blüte unterscheidet; demgemäß ist die durch Hummeln vermittelte Bestäubung bald nototrib, bald sternotrib. Die symmetrische Gestalt dieser Blumen vermittelt den Übergang zu dem dritten von uns aufgestellten Typus der zygomorphen weitröhrigen Immenblumen, die außer ihrer Form auch noch durch ihre mehr oder weniger aufrechte Stellung gekennzeichnet sind.

Hierher rechnen wir die Blumen der Eisenhut-(*Aconitum*-) Arten, die eine sehr weitgehende Anpassung an Hummeln,

ja geradezu eine Abhängigkeit von ihnen erkennen lassen. Die der meisten Arten (Fig. 100) sind violett oder violett und weiß, die von *A. lycoctonum* gelb gefärbt. Als Schauapparat, der sowohl von vorn wie von der Seite sehr wirksam ist, dient ein Kreis von Blütenhüllblättern, die man im Sinne der Morphologie als Kelch bezeichnen muß, die aber durchaus den sonst der Krone zukommenden Dienst übernommen haben und z. B. bei *A. napellus* der Blume eine Höhe von 25, eine Breite von 13, und eine Tiefe von 15 mm verleihen. Da die

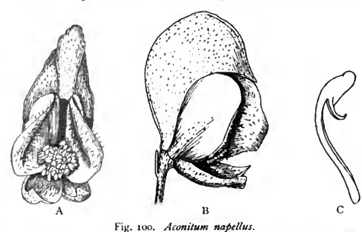


Fig. 100. *Aconitum napellus.*

A junge im männlichen Zustand befindliche Blüte von vorn; B dieselbe von der Seite; C ein Nektarblatt von der Seite. 2fach vergr.

Blumen zudem in großer Anzahl zu traubig-rispigen Blütenständen von 10—20 cm Länge am Ende der hohen Stengel vereinigt sind, so gehören sie zu den am meisten in die Augen fallenden auf ihren Standorten. Das unpaare von den fünf Kelchblättern steht an der aufrechten Blume hinten und oben, sieht helmförmig aus und bildet ein Schutzdach für die beiden darin liegenden Nektarblätter und die darunter stehenden Geschlechtsorgane; an dieser Umhüllung beteiligen sich die beiden seitlichen Kelchblätter, während die zwei unteren nach vorn vorgestreckt einen Halteplatz für

die Hummeln bieten. Von der eigentlichen Krone, die der Anlage nach aus acht Blattorganen besteht, sind deutlich nur zwei Blätter zu erkennen, welche vom Helm eingeschlossen werden und zu langgestielten Nektarien umgebildet sind; sie liegen an der Rückwand des Helmes und tragen an der Spitze ein S-förmiges, unten offenes Gefäß, welches mit Nektar angefüllt ist, der von einer am Gipfel befindlichen Verdickung nach innen abgesondert wird. Von den übrigen Kronblättern sind nur fadenartige Rudimente außerhalb der Staubblätter vorhanden. In der Mitte der Blüte findet man 3—5 Pistille, welche von den zahlreichen Staubblättern umschlossen und anfänglich ganz, später größtenteils verborgen werden. Die Ausmaße der Blume entsprechen in vorzüglicher Weise denen des Hummelkörpers, so daß die Tiere, welche die Blumen besuchen, darin gerade bequem Platz finden und in Ruhe und Behaglichkeit den Nektar aussaugen können. Bei normalem Besuch muß eine Hummel sich in dem breiten Blüteneingang niederlassen, wobei sie sich mit den Vorderbeinen an den Geschlechtsorganen, mit den Mittel- und Hinterbeinen an den untersten Kelchblättern festhält, dann kriecht sie über die Geschlechtsorgane hinweg ein Stück in der Blume hinauf und bewegt den nach oben ausgestreckten Rüssel gegen das Nektargefäß, wobei dessen mit einer Längsrinne versehener Stiel dem Rüssel als Führung dient, bis er mit seiner Spitze in die nach unten gewendete Öffnung des Nektariums eindringt. Die Geschlechtsorgane zeigen nun eine solche Entwicklung und Lage, daß die in der Blume vordringende Hummel in jüngeren Blüten sich unfehlbar mit Pollen behaften und ihn bei weiteren Besuchen in älteren Blüten mit derselben Sicherheit auf den Narben absetzen muß. Die Blumen sind nämlich in ausgezeichneter Weise protandrisch. Die Staubblätter sind anfänglich mit geschlossenen Antheren nach hinten zurückgebogen, strecken sich dann, indem ihre Antheren sich öffnen und ringsum mit Pollen bedecken, eines nach dem andern gerade vor und krümmen sich nach dem Verstäuben abwärts aus dem Wege.

Nachdem in dieser Weise alle Staubblätter abgeblüht haben, strecken sich die Griffel der bis dahin zwischen den Staubblättern verborgenen Pistille und stellen ihre jetzt erst sich entwickelnden Narben genau an denselben Platz, an dem vorher der Pollen dargeboten wurde. Infolge ihrer Gewohnheit, an den Blütenständen unten anzufliegen und von Blüte zu Blüte gegen die Spitze fortzuschreiten, besuchen die Hummeln an jeder Pflanze zuerst die älteren, oft schon im weiblichen Zustand befindlichen Blumen, und versehen sich nachher an ihrer Unterseite wieder mit neuen Pollenvorräten; sie vollziehen also nicht nur Fremdbestäubungen, sondern vorwiegend Kreuzung verschiedener Stöcke. Da die *Aconitum*-Arten nur von Hummeln bestäubt und überhaupt fast nur von solchen besucht werden, spontane Bestäubung bei ihnen aber nicht stattfinden kann, so sind sie bei ihrer Erhaltung aus Samen völlig auf jene Insekten angewiesen; hieraus erklärt sich die Beobachtung, daß das Verbreitungsgebiet der Gattung *Aconitum* auf der nördlichen Halbkugel von dem der Gattung *Bombus* eng umschlossen wird und fast genau mit ihm zusammenfällt. Übrigens werden die Eisenhutblüten auch vielfach durch kurzrüsselige Hummeln, wie namentlich *Bombus mastrucatus*, dadurch geschädigt, daß diese, anstatt am normalen Blüteneingang anzufliegen, den Helm von außen durchbeißen und den Nektar durch das Loch stehlen.

Zeigte *Aconitum* eine sternotribe Bestäubungseinrichtung, so sei als Beispiel für eine nototribe desselben Typus die von *Gladiolus* erwähnt, die gleichfalls stark protandrisch ist. Die an den ährenförmigen Blütenständen zweizeilig angelegten ansehnlichen Einzelblüten werden durch Drehung und Krümmung des untersten Teiles der Blütenröhre einseitswendig und nehmen übereinander stehend eine wagerechte Stellung ein. Beim gemeinen Schwertel (*Gladiolus communis*, Fig. 101) haben sie eine schöne rote Farbe und öffnen sich ungefähr trichterförmig; im aufgeblühten Zustande sind sie vom Gipfel des unterständigen Fruchtknotens bis zur Mündung

ca. 40 mm lang, der Eingang ist 40 mm hoch und reichlich 30 mm breit. Die 6 Blütenhüllblätter sind unten zu einer bogig aufsteigenden, 15 mm langen Röhre verwachsen, die, am Grunde kaum 2 mm weit, sich nach oben allmählich auf einen Durchmesser von 5 mm erweitert. Der freie Teil des obersten Blütenblattes bildet ein Dach für die dicht darunter liegenden Geschlechtsorgane, die übrigen stehen, von dem obersten am Grunde durch etwas größere Zwischenräume getrennt, dicht nebeneinander, und die 3 untersten, die am weitesten vorragen und als Halteplatz für die an-



Fig. 101. *Gladiolus communis.*
A junge Blüte im männlichen Zustand von vorn; B ältere Blüte im weiblichen Zustand von vorn, C dieselbe im Längsschnitt. Nat. Gr.

fliegenden Insekten dienen, tragen ein Saftmal in Form je eines weißen, dunkelrot umsäumten Streifens. Von den 3 Staubfäden ist der vordere in der Mitte des unteren äußeren Blumenblattes im Grunde der Blütenröhre angewachsen und teilt diese in 2 enge röhrenförmige Zugänge zum Nektar, der im Blütengrunde geborgen ist; alle 3 verlaufen dann nebeneinander an der Innenseite des obersten helmartigen Blütenblattes. Auch ihre Antheren liegen nebeneinander hinter der Spitze des Helmes und öffnen sich sogleich nach dem Aufgehen der Blüte, indem sie sich an ihrer Unterseite, die 7 mm hoch über dem untersten Blütenblatte steht, mit goldgelbem Pollen bedecken. Der fadenförmige Griffel liegt im ersten Blütenstadium mit zusammengelegten Narben-

ästen hinter den Staubfäden, den Besuchern aus dem Wege gerückt, die sich jetzt in der Blüte an ihrem Rücken mit Pollen beladen. Im zweiten Blütenstadium biegt sich der Griffel an seinem Vorderende abwärts und breitet dabei seine Narbenäste auseinander, die schließlich völlig entfaltet sich unterhalb der Antheren den besuchenden Insekten im Blüteneingang entgegenstellen, um von ihnen Pollen zu empfangen. Spontane Autogamie kann bei der nahen Nachbarschaft zwischen Narben und Antheren leicht stattfinden. Die Blumen werden von Hummeln und anderen langrüsseligen Immen besucht.

C. DIE LIPPENFÖRMIGEN IMMENBLUMEN.

Der lippenförmige Typus der Immenblumen ist sehr verbreitet und tritt uns in seiner reinsten Ausprägung in wagerecht oder schräg aufwärts gerichteten Blüten entgegen, deren verwachsenblätterige, zygomorphe Krone durch 2 große, seitlich zur Symmetrieebene gestellte Einschnitte in eine oben stehende Oberlippe und eine nach unten fallende Unterlippe zerlegt wird, von denen die erstere die Geschlechtsorgane überdacht und den Besuchern zu nototriber Bestäubung aussetzt, während die Unterlippe das Saftmal trägt und als Anflugplatz für die Immen dient, die nur mit dem vorderen Teil ihres Körpers in die Blüte eindringen. Mancherlei Modifikationen dieser eigentlichen Lippenform werden vorzugsweise durch abweichenden Schnitt der Krone und durch Getrenntblättrigkeit der Blütenhüllblätter bedingt.

Der eigentliche Lippentypus, von Delpino Helmform genannt, ist durch die Mehrzahl der *Labiaten* vertreten, die ja ihren Familiennamen der zweilippigen Krone verdanken. Ihren Blütenbau haben wir bereits an dem zur Blumenklasse *B* gerechneten Thymian (S. 162) kennen gelernt, der wegen der Kürze seiner Kronenröhre eine spezielle Anpassung an Immen noch nicht zeigt. Andere *Labiaten* mit kurzröhrigen und fast aktinomorphen Blüten, wie *Mentha* und *Lycopus*, werden vorzugsweise von *Dipteren* be-

sucht, aber je mehr sich die Kronröhre vertieft, desto einseitiger wird der Besuch durch kurz- oder langrüsselige Immen, bis schließlich einige Falterblumen und selbst ornithogame Blüten am Ende dieser Entwicklungsreihe in der Familie auftreten.

In vortrefflicher Übereinstimmung mit dem Körper der Besucher stehen die Blumen der Taubnesseln (*Lamium*), die den

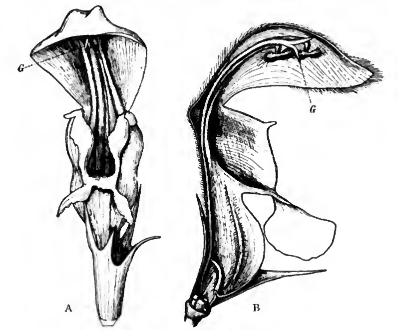


Fig. 102. *Lamium album.*
A Blüte von vorn, B im Längsschnitt; *G* nach unten stehender Griffelast. 4fach vergr.

lippenförmigen Typus ohne besondere Komplikationen zeigen und je nach der Tiefe der Nektarbergung Immen mit kürzerem oder längerem Rüssel angepaßt sind. Bei *L. album* (Fig. 102) besteht das Saftmal der weißen Krone in einer blaßgelblichen Färbung und olivengrünen Pünktchen auf der Unterlippe, deren Seitenlappen den Blüteneingang wie Backen seitlich umgeben, während die helmartig gewölbte Oberlippe die

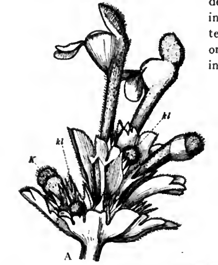
4 Staubblätter und den Griffel umschließt. Die Kronröhre ist ungefähr 10 mm lang, verengt sich am Grunde auf ca. 1,5 mm und umschließt hier den Nektar, der von der nach vorn lappig erweiterten Unterlage des Fruchtknotens abgesondert und durch eine schräg gestellte, innen mit einer Behaarung versehene Falte der Kronröhre überdeckt wird. Von dieser Falte an erweitert sich die Kronröhre bauchig und nimmt eine senkrecht aufsteigende Richtung an. Der Griffel legt sich dicht über dem Fruchtknoten an die Hinterwand der Krone und behält diese Lage bis zu seinem in der Mitte der Oberlippe belegenen Ende, wo er sich in 2 Narbenschenkel spaltet; die oberwärts in der Kronröhre entspringenden beiden Staubblattpaare legen sich, 2 rechts und 2 links, dicht neben ihn, und ihre Filamente biegen sich an ihrem Ende scharf nach unten, wodurch die spaltenförmig geöffnete Seite der Antheren abwärts gewendet wird. Die verschiedene Länge der beiden Staubfadenpaare bewirkt, daß die 4 Antheren mitten unter der Oberlippe in 2 Reihen hintereinander in der Gegend des Griffelendes liegen, von dessen beiden Narbenschenkeln der obere gerade vorgestreckt, der untere aber nach abwärts gebogen ist. Dieser nach unten stehende Narbenteil stellt sich genau in die Mitte zwischen den unmittelbar hintereinander liegenden beiden Antherenpaaren ein, so daß er wie ein kleines Spitzchen aus der den Pollen darbietenden Ebene der Antheren vorragt und seine narbentragende Spitze, die gleichzeitig mit den männlichen Organen geschlechtsreif ist, der Berührung mit dem Rücken besuchender Hummeln und anderer großen Immen aussetzt. Anfliegende Hummeln halten sich mit den Vorderbeinen am Grunde des Mittelzipfels der Unterlippe, mit den Mittel- und Hinterbeinen an dessen beiden Lappen, führen den Kopf zwischen den beiden backenförmigen Seitenlappen der Unterlippe ein und können nun bequem den Nektar saugen, wenn sie einen wenigstens 10 mm langen Rüssel besitzen. Beim Saugen füllt die Brust der Hummel, oder bei kleineren Immen auch noch die Basis des Hinterleibes den Raum

zwischen Ober- und Unterlippe so genau aus, daß die Oberseite des Hummelkörpers von der Oberlippe fest umschlossen wird, und erst die Narbenspitze, unmittelbar nachher der Pollen sich auf den Rücken des Insektes preßt. Hierdurch wird die Belegung der Narbe mit Pollen aus einer anderen Blüte begünstigt, ohne daß Autogamie ausgeschlossen wäre; auch bei ausbleibendem Insektenbesuch kann solche wegen der Homogamie der Blüten und der unmittelbaren Nachbarschaft von Antheren und Narben leicht spontan stattfinden, doch dürfte dieser Notbehelf kaum in Anwendung kommen, da den Blumen sehr reichlicher Besuch von Hummeln und auch von andern langrüsseligen Immen zuteil wird. So konnte z. B. H. Müller einmal gelegentlich feststellen, daß bereits vormittags zwischen 9 und 10 Uhr vier Fünfteln aller Blüten der weißen Taubnessel der Nektar von Hummeln ausgesaugt worden war.

Kurzrüsselige Hummeln, wie *Bombus terrestris*, die den Nektar auf normalem Wege nicht erreichen können, machen sich wieder dadurch unnütz, daß sie die Kronen an ihrer Unterseite etwas über dem Kelche durchbeißen und den Nektar auf diesem kürzeren Weg stehlen; von diesen Löchern ziehen dann auch Honigbienen und noch kurzrüsseligere Immen Vorteil.

Mit *L. album* stimmen unsere übrigen *Lamium*-Arten in der Blüteneinrichtung durchaus überein, doch unterscheiden sie sich voneinander durch die Länge der Kronröhren und verlangen deshalb verschiedene Rüssellängen ihrer Bestäuber. Bei *L. orvala* und *L. maculatum* sind die Kronröhren länger als bei *L. album*, bei *L. purpureum* und *L. amplexicaule* kürzer. Die zuletzt genannte Art (Fig. 103) verdient unsere Aufmerksamkeit noch besonders wegen der regelmäßig neben den normalen sich ausbildenden kleistogamischen Blüten, die sich bald ausschließlich, bald neben chasmogamen auf derselben Pflanze entwickeln, und zwar im allgemeinen so, daß im Frühjahr und Herbst die kleistogamen der Zahl nach überwiegen, auch wenn die Belichtungs- und

Wärmeverhältnisse für die Ausbildung von Blüten günstig sind. Sie sehen wie kleine Blütenknospen aus, besitzen auch eine rot gefärbte Krone, aber diese ist von geringerer Größe als bei chasmogamen Blüten und öffnet sich nicht. Griffel und Staubblätter liegen so gekrümmt im Innern, daß sich die Narbenschenkel in unmittelbarer Berührung mit den Antheren befinden, die beim Aufspringen ihren Pollen auf der Narbe ablagern. Auch in den chasmogamen Blüten liegen die Geschlechtsorgane in derselben Weise in der Knospe zusammen-



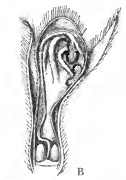
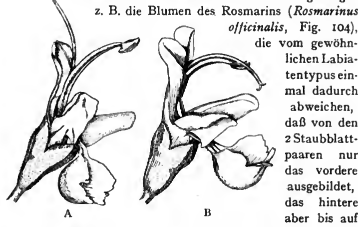


Fig. 103. *Lamium amplexicaule.*

A oberster Teil eines Blütenstandes mit offenen, knospenförmig geschlossenen *K* und kleistogamen *kl* Blüten; 4fach vergr. B kleistogame Blüte längs durchschnitten, 12fach vergr.

gekrümmt, aber bevor sie geschlechtsreif werden, streckt sich die Krone und geht dann auf. Dies unterbleibt bei den kleistogamen Blüten, deren Verhalten sich demnach als eine Folge der Wachstumshemmung der Krone darstellt. An den chasmogamen Blüten, die nur wenig von Hummeln und anderen Immen besucht werden, sind die Kronröhren gerade, inwendig ohne Haarring und ca. 10 mm lang, wovon die obersten 4 mm so stark erweitert sind, daß eine Hummel ihren Kopf hier noch einführen kann.

Sehr häufig ist die Blüteneinrichtung der *Labiaten* durch ausgeprägte Protandrie vervollkommnet und dann das Vorkommen weiblicher Blüten neben zwitterigen sehr gewöhnlich. Eine solche Einrichtung zeigen z. B. die Blumen des Rosmarins (*Rosmarinus officinalis*, Fig. 104), die vom gewöhnlichen Labiatentypus einmal dadurch abweichen, daß von den 2 Staubblattpaaren nur das vordere ausgebildet, das hintere aber bis auf kaum kenntliche Reste verkümmert ist, und weiter durch eine so kurze Oberlippe, daß die Geschlechtsorgane nicht von ihr umschlossen werden. Hierdurch gewinnen diese, insbesondere der Griffel, den nötigen Raum, um eigentümliche Wachstumsbewegungen auszuführen, welche die Protandrie noch wirksamer machen. Im ersten, männlichen Stadium der Blüte sind nämlich die Staubfäden bogig nach vorn, der Griffel mit seinen zusammengelegten Narbenschenkeln aber aufwärts und nach hinten gekrümmt, und erst nach dem Welken der Antheren biegt er sich weit nach vorn und unten und präsentiert den Besuchern, langrüsseligen Immen



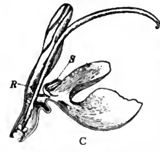


Fig. 104. *Rosmarinus officinalis.* A junge Zwitterblüte im männlichen, B ältere im weiblichen Zustand; C weibliche Blüte im Längsschnitt mit verkümmerten vorderen Staubblättern *S* und kleinen Rudimenten *R* der hinteren. 4fach vergr.

aus den Gattungen *Eucera*, *Megachile*, *Xylocopa*, *Bombus* u. a. (Taf. I, Fig. 2, 4, 5, 8), die beiden bogig auseinandergerollten Narbenschenkel zur Bestäubung. Die Blumen des in Südeuropa sehr häufigen Strauches sind in der Regel hellblau gefärbt, zeigen aber in der Farbe und Größe der Kronen sowie in der Ausbildung des Saftmales auf der Unterlippe recht viele Abänderungen. In den weiblichen Blüten (Fig. 104 C), die in gynomonözischer und gynodiözischer Verteilung vorkommen, sind die Kronen nicht kleiner als an kleinen Zwitterblüten, die Narbe am Ende des bogig weit hervorstehenden Griffels ist sogleich beim Aufgehen der Blüte entwickelt, und auch die vorderen Staubblätter sind stark verkümmert.

Die eigentümliche und oft beschriebene, von Sprengel trefflich geschilderte, später namentlich von Hildebrand für zahlreiche Einzelfälle sehr genau untersuchte Abänderung, welche in der Gattung *Salvia* der männliche Apparat durch seine Umbildung zu einem „Schlagbaummechanismus" erfahren hat, darf auch hier nicht übergangen werden. Sie ist zwar nicht in ihrer vollkommensten Form, aber doch in sehr deutlicher Ausprägung bei unserm gemeinen Wiesen-Salbei (*Salvia pratensis*, Fig. 105) zu finden. Dessen große violette Blumen bilden ansehnliche, verzweigte Trauben am Ende der Stengel, ihre von der Seite stark zusammengedrückte Krone sitzt in einem fast wagerecht stehenden, mit Drüsenhaaren bekleideten Kelch und richtet sich durch eine Biegung ihrer Röhre senkrecht auf, wobei sie die Unterlippe wagerecht vorstreckt. Die Oberlippe umschließt den vom Fruchtknoten am Rücken der Krone aufsteigenden Griffel, dessen Ende im ersten Blütenstadium mit wenig klaffenden Schenkeln wagerecht aus der Spitze der Oberlippe heraussteht, und die 2 (bei der Gattung *Salvia* allein vorhandenen) Staubblätter. Diese haben eine sehr merkwürdige Struktur. Ihre kurzen, nur etwa 3 mm langen Staubfäden sind vorn hinter dem Eingang zur Kronröhre eingefügt und tragen an ihrer Spitze, an einem Gelenk drehbar befestigt, ein ungeheuer

verlängertes Konnektiv mit 2 sehr ungleich langen Schenkeln: der obere sieht fadenförmig aus, so daß er leicht für das Filament gehalten werden kann, hat ungefähr die Länge der Oberlippe und trägt an seiner Spitze eine normal ausgebildete Antherenhälfte, die nach unten aufspringt; der untere, ganz kurze Konnektivschenkel geht allmählich in die unfruchtbare Antherenhälfte über, die zu einer etwas gelappten Platte umgebildet ist. Die beiden Platten der benachbarten Staubblätter legen sich mit ihrer inneren geraden Kante aneinander und sind hier zusammengewachsen; miteinander stehen sie so im Eingang der Krone, daß sie diesen und damit den Zugang zu dem im Blütengrunde enthaltenen Nektar versperren, der dort von der gelben fleischigen Unterlage des Fruchtknotens abgesondert wird. Wenn nun von außen her gegen eine dieser mit-

Fig. 105. *Salvia pratensis.*
A Blüte von der Seite im männlichen Zustand, so weit durchsichtig gedacht, um die darin liegenden Staubblätter zu zeigen; S_1 Staubblatt in seiner normalen Lage im Innern der Oberlippe, P_1 seine zu einer Platte umgebildete Antherenhälfte, F sein Filament, G Griffelende, G_1 dasselbe während des späteren zwitterigen Zustandes der Blüte, S_2 Lage des Staubblattes nach Verschiebung seiner unteren Platte P_2 nach hinten; B dieselbe Blüte von vorn; P die Platten, F die Filamente der beiden Staubblätter, G die Griffelspitze; C ein Staubblatt von vorn, D von der Seite; P und F wie in Fig. B. 3fach vergr.

einander vereinigten Platten ein Druck ausgeübt wird, so bewegen sich beide um den an der Filamentspitze belegenen Drehpunkt nach hinten und wirken als kurzer Hebelarm an dem Staubblattapparat, dessen langer oberer Arm, nämlich der lange Konnektivschenkel mit seiner Anthere, weit unter der Oberlippe hervor nach vorn und unten ausschlägt. Dieser Hebelmechanismus wird von langrüsseligen Immen, vorzugsweise Hummeln, in Bewegung gesetzt, während andere Besucher der Blumen, wie Schmetterlinge und kleine Immenarten, für die Pflanze nutzlos sind. Wenn die auf der Unterlippe sitzende Hummel ihren Rüssel zum Saugen in die Kronröhre einführt, so stößt sie die in ihrem Torsionsgelenk drehbaren kurzen Hebelarme des Staubblattapparates um 35—60° nach hinten, infolgedessen fährt der lange Konnektivschenkel aus der Oberlippe, von deren Seitenwänden er in der richtigen Lage erhalten wird, heraus, und beide Staubbeutel schlagen mit ihrer geöffneten Seite der Hummel auf den Rücken, wo sie eine Portion Pollen absetzen. Nach dem Herausziehen des Rüssels nehmen die Sperrplatten ihre ursprüngliche Lage wieder ein, und damit kehren auch die Antheren wieder in ihr Behältnis zurück. Führt die Hummel einen Besuch an einer jungen Blüte aus, so kommt sie mit deren weiblichem Organ nicht in Berührung, weil der gerade nach vorn gestreckte Griffel, dessen Narben jetzt auch noch nicht empfängnisfähig sind, von dem auf der Unterlippe sich niederlassenden Insekt nicht gestreift wird. In älteren Blüten aber, meistens nachdem die Antheren ihren Pollen an besuchende Insekten bereits abgegeben haben und verwelkt sind, streckt sich der Griffel, wächst abwärts gegen die Unterlippe und spreizt seine beiden Narbenäste bogig auseinander, so daß sie nun derart mitten vor dem Blüteneingang stehen, daß die anfliegende Hummel sie mit dem Rücken streifen und mit dem dort abgelagerten Pollen bestäuben muß. Die ganze Blüteneinrichtung bietet die Vorteile der Nektarbergung in einem verschlossenen Behälter, der Verwahrung des Pollens an einem unnützen Besuchern

unzugänglichen Ort und großer Sicherheit in der Herbeiführung von Fremdbestäubung.

Salvia pratensis variiert sehr vielfach in der Größe der Blüten, der Färbung der Krone, der mehr oder weniger hervortretenden Protandrie, die selbst durch Homogamie mit der Möglichkeit spontaner Selbstbestäubung ersetzt werden kann, und endlich in der schrittweisen Verkleinerung der Staubblätter bis zur Herausbildung weiblicher Blüten, die meist gynodiözisch, viel seltener gynomonözisch auftreten, und durchschnittlich kleiner, meistens sogar von auffallend geringerer Größe sind als die zwittrigen.

Nicht auf die Familie der *Labiaten* allein ist der eigentliche lippenförmige Typus der Immenblumen beschränkt, sondern er kehrt insbesondere in verschiedenen Gattungen der *Scrophulariaceen* wieder. Bei *Euphrasia* (Augentrost), die uns als leicht zugängliches Beispiel dienen kann, tritt der Lippentypus in Verbindung mit Protogynie und mit Verwachsung der beiden Antherenpaare zu einem Pollenbehälter auf. Die zahlreichen, früher unter dem Namen *Euphrasia officinalis* zusammengefaßten Unterarten, von denen Fig. 106 eine der *E. montana* entsprechende darstellt, haben weiße oder hellbläuliche Kronen mit einem aus gelben Flecken und dunkelvioletten Streifen bestehenden Saftmal auf der dreizipfeligen Unterlippe, einer helmförmigen Oberlippe und einer je nach dem Alter der Blume 3—5 mm langen Röhre. Denn die Kronen zeigen die Eigentümlichkeit, nach ihrer Entfaltung noch bedeutend zu wachsen. Sogleich mit dem Aufgehen der Blume ragt das Griffelende mit der kleinen, aber vollständig entwickelten Narbe am Anfang der Oberlippe schräg nach vorn und unten, während die Antheren noch geschlossen sind; die kleinen Immenarten, welche die Blüten jetzt und auch noch einige Zeit später besuchen, um den im Blütengrunde geborgenen, von einer schwieligen Anschwellung am Fruchtknotengrunde abgesonderten Nektar zu saugen, können nur Fremdbestäubungen vollziehen. Erst nachdem die Krone sich vollständig auseinandergebreitet und ihre endgültige

Größe erlangt hat, wird in der Blüte der Pollen zum Abholen bereit, die Narbe dagegen vertrocknet. Die beiden Staubblattpaare biegen sich von ihrer Einfügungsstelle in der Kronröhre gegen die Hinterwand der Krone und liegen nebeneinander so in der Oberlippe, daß ihre Antherenpaare dicht hintereinander zu stehen kommen. Da die beiden vorderen Antheren der Länge nach miteinander und am Hinterende ihrer Fächer mit dem Vorderende der beiden hinteren Antheren ver-

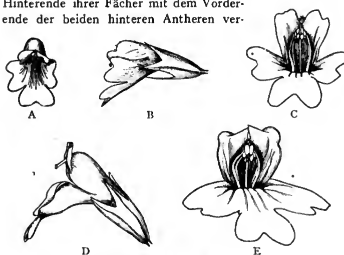


Fig. 106. *Euphrasia montana.*

A u. B eben aufgegangene Blüte im weiblichen Zustand von vorn und von der Seite; C u. D ältere etwas gewachsene Blüte, die sich auch noch im weiblichen Zustand befindet, von vorn und von der Seite; E noch ältere Blüte im männlichen Zustand von vorn. 4 fach vergr.

wachsen sind, so bilden alle 4 zusammen einen Behälter, der sich durch 8 den Fächern entsprechende Schlitze an den nach unten gewendeten Enden der Antheren öffnet. Der Pollen ist von einer pulverigen, trockenen Beschaffenheit, fällt aber trotzdem nicht ohne weiteres aus den Antherenfächern, die unten mit Härchen besetzt sind, heraus, sondern dazu ist ein Anstoß erforderlich, der eben von den besuchenden Immen ausgeführt wird. Denn alle Antherenfächer tragen an ihrer Spitze je eine steife, abwärts gerichtete Borste, von denen die beiden hinter-

sten lang und kräftig ausgebildet sind und in den Blüteneingang hinabreichen. Mit dem Kopf in die Blüte eindringende Insekten müssen wenigstens an eine dieser hintersten Borsten anstoßen und erschüttern dadurch die miteinander verbundenen Antheren so, daß der lockere Pollen aus allen herausfällt und den Insektenkopf bestreut, um später bei fortgesetztem Besuch auf den Narben jüngerer Blumen abgesetzt zu werden. Unter den verwandten Unterarten von *E. officinalis* gibt es teils solche mit größeren Kronen und reichlicher Nektarabsonderung, in denen wegen ausgeprägter Protogynie keine spontane Selbstbestäubung stattfinden kann, teils kleinblumigere mit spärlicher Nektarabsonderung, denen wenig Insektenbesuch zuteil wird, und die deswegen durch Annäherung der Narbe an die Antheren und durch Übergang der Protogynie in Homogamie sich fortschreitend immer mehr die Möglichkeit spontaner Autogamie gesichert haben.

Gerade in derselben Familie der *Scrophulariaceen* ist eine Abänderung der Lippenblumen vertreten, die als rachenförmiger Typus der Immenblumen bezeichnet werden kann. Er unterscheidet sich von dem eigentlichen lippenförmigen dadurch, daß hier die Oberlippe der ebenfalls zweilippigen Krone die darin liegenden Antheren fest einschließt, und erst die besuchenden Hummeln die Oberlippe so weit öffnen, daß sie mit dem Pollen bestreut werden können.

Das in unsern Wäldern häufige *Melampyrum pratense* (Fig. 107), der sog. Wachtelweizen, zeigt gelbe, in horizontaler Stellung zu einseitswendigen Ähren angeordnete Blumen, deren Krone eine Länge von 17—18 mm besitzt und sich vorn in eine etwa 4 mm lange, vorgestreckte Unterlippe und eine etwas kürzere Oberlippe spaltet. Es müssen also Insekten, welche den im Blütengrunde enthaltenen, von der Unterlage des Fruchtknotens abgeschiedenen Nektar erreichen wollen, ohne den Kopf in die Kronröhre hineinzustecken, einen Rüssel von wenigstens 13—14 mm Länge besitzen; aber in ihrem vorderen Teil ist die Kronröhre so erweitert, daß ein Hummelkopf 4—5 mm weit eingeführt

werden kann, und also die zur Erlangung des Nektars erforderliche Rüssellänge sich um so viel verkürzt, daß ihn fast alle unsere Hummeln gewinnen können. Die stumpf-dreikantige Krone erweitert sich von der Basis aus erst allmählich und im vorderen Teil schneller, ihre schräg aufsteigenden Seitenwände besitzen eine nach innen vorspringende, in dem Winkel zwischen Ober- und Unterlippe endende Längsfalte, welche von innen her auseinandergedehnt werden kann, so daß dadurch der sonst nur 2 mm weite und 1,5 mm hohe Blüteneingang sich genügend erweitert, um einem eindringenden Hummelkopf Raum zu gewähren. Das hierbei stattfindende Auseinanderziehen der einander genäherten Seitenwände der Oberlippe bewirkt nun aber infolge der besonderen Struktur der Antheren, daß der eindringende Insektenkopf von oben her mit Pollen bestreut wird. Die Oberlippe schließt nämlich wie eine Kapuze die vorderen Enden der beiden Staubblattpaare ein, zwischen ihnen zieht sich das Griffelende hindurch, welches mit seinem kleinen Narbenköpfchen nur etwa $\frac{1}{2}$ mm weit aus der Spitze der Oberlippe hervortritt. Die Staubfäden steigen in dem erweiterten vorderen Teil der Kronröhre aufwärts, so daß die mit ihnen

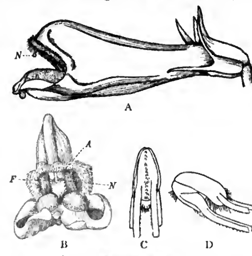


Fig. 107. *Melampyrum pratense.*
A Blüte von der Seite, *N* Griffelende mit Narbe; 4fach vergr. B Blüteneingang, *A* Antherenspitze, *F* Filamente der vorderen Staubblätter, *N* Narbe; 6fach vergr. C u. D Vorderende der Staubblätter von unten und von der Seite; 6fach vergr.

fest verbundenen Antheren dicht hinter dem Eingang in die Oberlippe in deren Scheitel zu liegen kommen. Die Antheren sind zu einer Pollenbüchse miteinander verwachsen, die sich nach vorn und unten öffnet, aber den mehligen Pollen nicht von selbst herausfallen läßt, weil die Öffnungen einander zugekehrt und mit einer Behaarung verwahrt sind. Nektar und Pollen liegen in der Krone gut geschützt, und weniger langrüsselige Insekten, die nicht kräftig genug sind, um die Falten der Krone auseinanderzuziehen, haben zum Nektar keinen Zutritt. Dieser ist Hummeln vorbehalten, die sich an der mit 2 dunkelgelben Buckeln als Saftmal versehenen Unterlippe festklammern und Kopf und Rüssel genau in der Mitte des Blüteneinganges einführen. Sie werden auf den für Vollzug der Fremdbestäubung einzig richtigen Weg dadurch geleitet, daß die den Eingang seitlich verengenden Staubfäden an ihren Längskanten mit Stachelchen besetzt sind, deren Berührung mit der zarten Rüsselspitze die Hummel scheut. Sie trifft also zuerst auf die oben im Blüteneingang stehende Narbe und wird sogleich nachher mit Pollen bestreut, der aus der Pollenbüchse herausfällt, wenn das Insekt an die am unteren Ende mit Spitzchen versehenen Antheren anstößt. So vollzieht die Hummel bei fortgesetztem Besuch trotz der Homogamie der Blumen immer erst die Fremdbestäubung der Narbe und belädt sich nachher mit einem neuen Pollenvorrat. Da aber bei dem schattigen Standort der Pflanze die Hummelbesuche häufig nicht in genügender Menge stattfinden, ist es von Bedeutung, daß am Ende des Blühens auch spontane Autogamie eintreten kann dadurch, daß die Griffelspitze noch etwas wächst und durch Einwärtskrümmung die Narbe unter die Antheren stellt, deren Verband sich allmählich lockert und nun das Herausfallen von Pollen gestattet.

Noch etwas verwickelter als bei *Melampyrum* ist die Vorrichtung, die besuchenden Insekten mit Pollen zu bestreuen, bei der namentlich in den Alpen durch zahlreiche, schön blühende Kräuter vertretenen Gattung *Pedicularis*, die

ihren häßlichen Namen (Läusekraut) ihrer früheren Anwendung gegen das Ungeziefer des Viehes verdankt. Auf Sumpfwiesen der Ebene und des Gebirges ist *P. palustris* (Fig. 108) häufig, deren rosenrote Blumen am Ende der unverzweigten Stengel eine Traube bilden. Sie stehen wagerecht und haben gegen 20 mm lange Kronen mit Röhren von 10—11 mm Länge und von den Seiten her sehr stark zusammengedrückten Oberlippen. Die etwas herabgebogene Unterlippe steigt an ihrem Grunde noch 3—5 mm weit so aufwärts, daß sie mit diesem Teil den Eingang in die Kronröhre verschließt; ihr vorderer dreilappiger Teil breitet sich aus und bildet den Anflugplatz für die die Blumen besuchenden Hummeln. Die miteinander eine Fläche bildenden Zipfel der Unterlippe stehen zur Oberlippe schräg, indem der (von vorn gesehen) rechte Zipfel viel weiter abwärts gebogen ist. Die Oberlippe, deren Ränder unten beinahe bis zur Berührung aneinander liegen, umschließt deshalb fast wie eine Röhre die Vorderenden der Geschlechtsorgane, von denen sie nur die abwärts gerichtete Griffelspitze mit der kleinen Narbe ein kurzes Stück nach außen hervortreten läßt. Die 4 Antheren, die in der äußersten Spitze der Oberlippe in 2 Paaren dicht hintereinander liegen, sind hier zwar nicht zusammengewachsen, bilden aber wegen des engen Einschlusses in der Oberlippe doch einen gemeinsamen Pollenbehälter mit lockerem

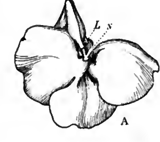


Fig. 108. *Pedicularis palustris.*
A Blüte von vorn, B von der Seite; N Narbe, L eine der beiden leistenförmigen Verdickungen an den Rändern der Oberlippe. 4fach vergr.

Pollen; dieses Behältnis wird unten noch durch zwei kleine Zähnchen an der Oberlippenspitze besonders zusammengehalten. Der ganze Blüteneingang ist ein schmaler, hinten von der Unterlippe verdeckter Spalt der Oberlippe, dessen Struktur die Hummeln zwingt, ihren Rüssel und Kopf in seinen vordersten Teil einzuführen und dabei die Narbe zu streifen. Im hinteren Teil sind nämlich die Ränder des Spaltes nach außen umgerollt und nach innen durch feine Stachelchen für den Hummelrüssel unzugänglich gemacht, zugleich auch wie durch eine aufgelegte Schiene versteift. Eine mit ausgestrecktem Rüssel anfliegende Hummel führt noch im Fliegen ihr Saugorgan oben in den Oberlippenspalt ein, nimmt auf der Unterlippe Platz und drängt, durch deren schräge Stellung zu einer schrägen Kopfhaltung gezwungen, mit ihrem Kopf die Ränder des Spaltes auseinander. Dabei wird er bis an seinen Gipfel erweitert, die Seitenwände der Oberlippenspitze werden auseinandergezogen und die darin eingeklemmten Antheren, die infolge der eigentümlichen Krümmung ihrer Filamente eine nach außen gerichtete Spannung besitzen, entfernen sich so weit voneinander, daß aus ihren einander zugewendeten Öffnungen eine Portion Pollen auf den Kopf der Hummel herabfällt. So werden immer Fremdbestäubungen vollzogen, und spontane Autogamie kann, da die Narbe immer vor den Antheren stehen bleibt, nicht eintreten.

Einen Übergang zu der folgenden Gruppe der maskierten Immenblumen bilden wegen der Form ihrer Krone die Blüten der Gauklerblume (*Mimulus luteus,* Fig. 109), einer im westlichen Nordamerika einheimischen *Scrophulariacee*, die bei uns als Zierpflanze eingeführt wurde, dann stellenweise verwilderte und sich jetzt an Bach- und Flußufern mehrfach ganz eingebürgert hat; sie bietet uns zugleich ein schönes Beispiel für das Vorkommen reizbarer Narben, die sich auch bei andern Arten der *Scrophulariaceen*, sowie der mit ihnen verwandten *Bignoniaceen*, *Martyniaceen* und *Lentibulariaceen* finden. Die ansehnlichen goldgelben, aber fast duftlosen Blü-

ten der Gauklerblume stehen an den oberen Teilen der Stengel und Äste in den Achseln grüner gegenständiger Hochblätter auf langen Stielen ungefähr wagerecht. Die lippenförmige

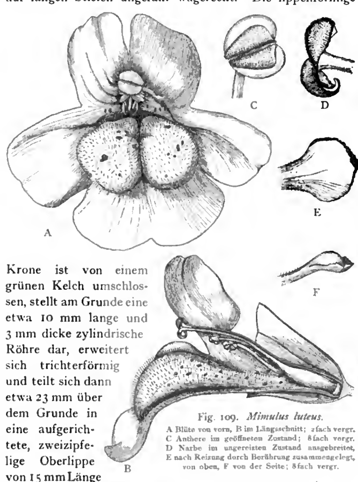


Fig. 109. *Mimulus luteus.*
A Blüte von vorn, B im Längsschnitt; 2fach vergr. C Anthere im geöffneten Zustand; 8fach vergr. D Narbe im ungereizten Zustand ausgebreitet, E nach Reizung durch Berührung zusammengelegt, von oben, F von der Seite; 8fach vergr.

Krone ist von einem grünen Kelch umschlossen, stellt am Grunde eine etwa 10 mm lange und 3 mm dicke zylindrische Röhre dar, erweitert sich trichterförmig und teilt sich dann etwa 23 mm über dem Grunde in eine aufgerichtete, zweizipfelige Oberlippe von 15 mm Länge und 25 mm Breite, und in eine dreizipfelige, 35 mm breite und 25 mm lange Unterlippe, die an ihrer Basis horizontal, in ihrem weiteren Verlauf abwärts gerichtet

ist, während ihre Seitenzipfel sich seitlich ausbreiten. Über dem Mittelzipfel trägt die Unterlippe 2 etwas dunkler goldgelb gefärbte, von unten hervorgestülpte Buckel, welche sich der Oberlippe so weit nähern, daß der ungefähr 15 mm breite Blüteneingang höchstens eine Höhe von 3 bis 4 mm bekommt, oft aber viel niedriger ist. Diese gewölbten Buckel sind durch eine Längsrinne voneinander getrennt, 4—5 mm hoch, vorn 6—7 mm breit, nach hinten als sich verschmälernde Falten in den Blütengrund verlaufend und mit aufrecht stehenden gelben Haaren dicht besetzt; sie tragen als Saftmal unregelmäßig zerstreute bräunlichrote Punkte. Im Grunde der Blüte steht auf einem kleinen nektarabsondernden Wulst ein 6 mm hoher Fruchtknoten mit einem fadenförmigen, 15—16 mm langen Griffel auf seiner Spitze, und dieser trägt die 2lappige Narbe, die sich mit ihrer vorderen, papillentragenden Fläche dicht unter der Oberlippe mitten in den Blüteneingang stellt. Zwei längere obere und zwei kürzere untere Staubblätter sind der Kronröhre über deren Grund eingefügt; ihre Staubfäden verlaufen innen am Rücken der Kronröhre zu beiden Seiten des Griffels, ihre Antheren stellen sich in zwei Paaren hintereinander hinter die Narbe und wenden ihre aufspringende Seite nach unten. Das Aufplatzen der Staubbeutel erfolgt in einer eigentümlichen Weise: in der Jugend zeigen sie die gewöhnlichen, den Antherenfächern entsprechenden 4 Längswülste, deren Längsachse zu der des Staubfadens parallel verläuft; wenn sie sich aber der Reife nähern, drehen sie sich auf der Spitze des Filamentes quer, und endlich öffnet sich jede Hälfte mit einem Riß, welcher der äußeren Seite des inneren, mit kleinen Härchen besetzten Faches folgt (Fig. 109 C); aus diesem eng bleibenden Spalt tritt der Pollen nur dann hervor, wenn die lose aufliegende, auf der Oberfläche rauhe Klappe des Pollenbehältnisses verschoben wird. Die auf ihrer Innenseite gegen Berührung reizbaren beiden blättchenartigen Narbenlappen stehen, oft etwas schräg, übereinander und sind im ungereizten Zustand weit auseinander gespreizt, mit den Rändern nach

hinten gebogen (Fig. 109 D). Durch die Struktur und gegenseitige Stellung der Geschlechtsorgane ist, obwohl sie gleichzeitig entwickelt sind, bei Eintritt von Insektenbesuch Fremdbestäubung gesichert. Bestäuber sind vorzugsweise Hummeln (in Kalifornien *Bombus californicus*) und andere größere Immen, die beim Eindringen in die Blume erst die Narbe, darauf die Antheren unfehlbar berühren müssen, wenn sie sich auf die Unterlippe setzen und diese so weit herabdrücken, daß sie sich in den niedrigen Blüteneingang hineinzwängen können. Aber auch viel kleinere Insekten werden, indem sie über die Behaarung der Unterlippe kriechen, gezwungen, mit den Geschlechtsorganen in Berührung zu kommen. Sowie nun ein Insekt an den nach unten gewendeten Narbenlappen anstößt, bewegen sich binnen 5 bis 15 Sekunden beide Lappen gegeneinander, legen sich mit ihren die Narbenpapillen tragenden Innenflächen zusammen (Fig. 109 E und F) und schließen etwa auf sie übertragenen Pollen zwischen sich ein. Hinter der Narbe streicht der Insektenrüssel an den nach unten gewendeten Seiten der Antheren hin, schiebt dabei die eine oder andere der 4 nach vorn geöffneten Klappen zurück und behaftet sich mit Pollen; wird nach dem Saugen der Rüssel zurückgezogen, so öffnet er die nach hinten gerichteten Antherenklappen, wobei er mit einer neuen Portion Pollen versorgt wird, und trifft an der Narbe, die sich inzwischen zusammengelegt hat, nur die äußere papillenlose Seite des unteren Lappens, die keinen Pollen festhält. Nach bloßer Berührung ohne Pollenübertragung bleiben die Narbenlappen nur 5 Minuten lang aufeinander liegen und sind nach einer halben Stunde wieder vollständig ausgebreitet; auch fremdartiger Pollen ruft nur vorübergehende Schließung bei ihnen hervor. Werden sie aber mit Pollen derselben Art belegt, so bleiben sie stundenlang geschlossen und haben ihre Reizbarkeit verloren. Hat an den Blüten keine Fremdbestäubung stattgefunden, so befruchten sie sich am Ende der Anthese regelmäßig und, wie namentlich Darwin nachwies, mit sehr gutem Erfolg,

dadurch selbst, daß die in fast frischem Zustand abfallende Krone die Staubblätter mitnimmt und deren Antheren dabei auf der ausgebreiteten Narbe Pollen absetzen.

Auch der maskenförmige Typus der Lippenblumen ist vorzugsweise in der Familie der *Scrophulariaceen* vertreten. Er wird dadurch gekennzeichnet, daß bei einer im wesentlichen lippenförmigen Gestalt der verwachsenblätterigen Krone deren Unterlippe gegen die Oberlippe vorgewölbt und ihr elastisch so fest angepreßt ist, daß der Blüteneingang völlig verschlossen wird und nur von kräftigen Immen geöffnet werden kann. Unter den bei uns einheimischen *Scrophulariaceen* haben die Gattungen *Linaria* mit gespornter, und *Antirrhinum* mit ungespornter Krone maskierte Blumen, von denen die großen durch Hummeln und andere kräftige Immen, die kleineren durch kleinere *Apiden* befruchtet werden, und die unscheinbarsten, wie *Linaria minor*, *L. arvensis* und *L. spuria*, kaum Insektenbesuche erhalten, sondern auf spontane Selbstbestäubung angewiesen sind. Große Immen sind die einzigen Besucher des bei uns in Gärten häufig gezogenen Löwenmaules (*Antirrhinum maius*) und des ihm verwandten, in Mittel- und Oberitalien wachsenden, gelb blühenden *A. latifolium* (Fig. 110). Dieses hat grüne, drüsig behaarte Kelchblätter und eine ca. 40 mm lange, hell-

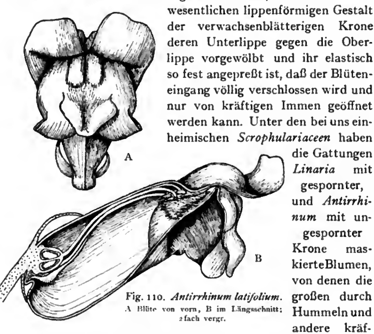


Fig. 110. *Antirrhinum latifolium.* A Blüte von vorn, B im Längsschnitt; 2fach vergr.

gelbe Krone, deren weite Röhre außen ebenfalls mit Drüsenhaaren besetzt ist. Die Unterlippe ist durch eine von unten hervorgetriebene, zweibuckelige Vorwölbung fest gegen die Unterseite der in der Mitte entsprechend gewölbten Oberlippe gepreßt und läßt sich durch einen von oben wirkenden Druck nach unten klappen. Hierdurch wird der Eingang in die Blüte geöffnet, bei Aufhören des Druckes klappt er infolge der Elastizität der Unterlippe wieder zu. Der Zugang zu dem verschlossenen Blumeninnern, in dem die Geschlechtsorgane und der von der Unterlage des Fruchtknotens abgeschiedene Nektar vortrefflich verwahrt liegen, wird für die Besucher dadurch kenntlich gemacht, daß der nach unten hängende vordere Teil der Unterlippe goldgelb gefärbt ist und die Oberlippe auf ihren beiden aufgerichteten Lappen eine Zeichnung aus dunkelpurpurnen, etwas netzig angeordneten Linien trägt. Beim Besuch kriechen die Hummeln über den von der Unterlippe gebildeten Höcker hinweg ganz in die Blüte hinein und stoßen dabei mit dem Rücken an die Geschlechtsorgane an, welche innerhalb des Blüteneinganges mit ihren Enden der Oberseite der Krone dicht anliegen. Die Narbe ragt hier an der Spitze des abwärts gebogenen Griffels etwas weiter vor, als die nach unten gewendete geöffnete Fläche der 4 Antheren, von denen 2 vor, 2 hinter der Narbe stehen; deshalb werden Hummeln, die sich schon in anderen Blüten am Rücken mit Pollen beladen haben, vielfach Fremdbestäubungen bewirken, allein bei der unmittelbaren Nachbarschaft der gleichzeitig entwickelten männlichen und weiblichen Organe kann sowohl beim Einfahren der Insekten, wie auch, wenn sie später rückwärts aus der Blüte herauskriechen, sehr leicht Selbstbestäubung erfolgen, und auch deren spontaner Eintritt bei ausbleibendem Insektenbesuch ist möglich.

Den Lippenblumen lassen sich am besten einige Blumenformen anschließen, die in ihrer Gestalt große Ähnlichkeit mit jenen zeigen, aber eine freiblättrige Blütenhülle besitzen;

wir können sie als Orchideen - Typus und als Veilchen-Typus bezeichnen.

Die *Orchideen* gehören mit der unerschöpflichen Mannigfaltigkeit ihrer bald kleinen und unscheinbaren, bald aber prachtvollen, oft geradezu phantastischen Blumengestalten sehr verschiedenen Blumenklassen an, unter den bei uns einheimischen sind aber die Immenblumen so zahlreich vertreten, daß an ihnen der allgemeine Blütenbau geschildert werden soll, um später auch die zu andern Klassen gerechneten anzuschließen. Zu einer eingehenden Darstellung ihrer wunderbaren Blüteneinrichtungen gelangten die *Orchideen* in dem 1862 erschienenen, berühmten Werke Darwins „über die Einrichtungen zur Befruchtung britischer und ausländischer *Orchideen* durch Insekten und über die günstigen Erfolge der Wechselbefruchtung", welches die blütenökologischen Untersuchungen der Neuzeit eröffnet und auch die Beobachtungen des alten Ch. C. Sprengel wieder zu Ehren gebracht hat.

Den Blütenbau der Familie können wir uns für einen verhältnismäßig einfach liegenden Fall an einer unserer häufigen Wiesenorchideen, z. B. dem gemeinen Knabenkraut (*Orchis morio*, Fig. 111) klar machen. Die zu einer lockeren und ziemlich kurzen Ähre zusammengestellten purpurroten Blumen besitzen einen unterständigen Fruchtknoten, der sich so dreht und biegt, daß die Blüte während der Anthese ungefähr wagerecht steht. Auf ihm ist die aus 3 inneren und 3 äußeren Blättern bestehende Blütenhülle eingefügt, deren nach unten gerichtetes Blatt zu einer Lippe ausgebildet ist, während die 5 übrigen in der oberen Hälfte der Blüte zusammenneigen und sich zu einem „Helm" vereinigen. Er beschützt die darunter stehenden Bestäubungsorgane, die Lippe trägt am Grunde einen weißen Fleck mit dunkelroter Zeichnung als Saftmal und dient als Halteplatz für die anfliegenden Bienen und Hummeln, welche die Blumen besuchen, um einen süßen Saft zu erbohren, der als Ersatz für frei ausgeschiedenen Nektar in dem hohlzylindrischen,

9—10 mm langen Sporn enthalten ist, in den sich der Grund der Lippe fortsetzt und der wagerecht nach hinten gerichtet ist. Im Grunde der Blüte befindet sich, vom Gipfel des Frucht-

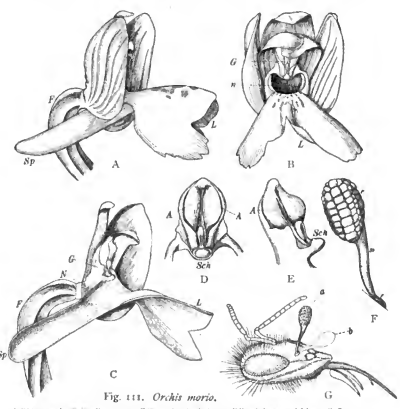


Fig. 111. *Orchis morio.*

A Blüte von der Seite, B von vorn, C längs durchschnitten; *F* Fruchtknoten, *L* Lippe, *Sp* Sporn, *N* Narbenfläche, *G* Geschlechtssäule; 4fach vergr. D u. E die Geschlechtssäule von vorn und von der Seite; *A* Antherenfächer, *Sch* Schnäbelchen; 8fach vergr. F ein Pollinarium aus dem Antherenfach herausgezogen; *P* die Pollenpakete, *St* Stielchen, *F* Fuß; 15fach vergr. G ein Pollinarium auf dem Kopf einer Honigbiene festgekittet; *a* in seiner ursprünglichen, *b* in der späteren Lage; 6fach vergr.

knotens entspringend, eine sog. Geschlechtssäule (Gynostemium), welche durch Verwachsung eines kurzen Griffels samt seiner Narbe mit dem einzigen in der Blüte zur Aus-

bildung gekommenen Staubblatt entstanden ist. Die nach unten gegen den Eingang zum Sporn gewendete Seite dieses Körpers wird von einer breiten Narbenfläche gebildet, die sehr stark klebrig ist; über ihr erhebt sich das sog. Schnäbelchen, an dessen Vorderseite das Staubblatt angewachsen ist. Seine Anthere besteht aus zwei der Länge nach nebeneinander liegenden Fächern, welche durch je einen Längsspalt aufspringen, den darin enthaltenen Pollen aber nicht austreten lassen, weil er eine ganz eigentümliche Beschaffenheit hat. Die Pollenmasse eines Faches bildet nämlich Paketchen zusammengewachsener Pollenkörner, die durch feine elastische Fäden so miteinander verbunden bleiben, daß sie ein keulenförmiges, nach unten in einen Stiel auslaufendes „Pollinarium" darstellen. Am Grunde der Anthere steht zwischen den beiden Fächern das sie trennende kleine Schnäbelchen, welches einem zweifächerigen Beutelchen aufsitzt. In diesem, das unmittelbar über der Narbenfläche etwas in den Sporneingang vorspringt, ist ein Häufchen einer stark klebrigen Substanz verborgen und an sie sind die Stielchen der beiden Pollinarien festgewachsen. Wenn nun eine Hummel oder eine Honigbiene auf der Lippe der Blume Platz genommen hat und ihren Kopf in den Sporn senkt, um den darin enthaltenen süßen Saft zu gewinnen, so stößt sie mit der Stirn an das im Wege stehende Beutelchen; dieses zerreißt und die bloßgelegte Klebmasse heftet sich dem Insekt an die Stirn, wo sie alsbald erhärtet und dem Tier ein Pollinarium oder meist alle beide ankittet, die es beim Verlassen der Blume aus den Antherenfächern herauszieht und als Kopfzier mit sich nimmt. Die weichen Pollinarienstiele trocknen aber, sobald sie der Luft ausgesetzt werden, rasch aus und biegen sich dabei bis zu einem rechten Winkel nach vorn; in einer später besuchten Blüte stößt deshalb die Imme beim Einfahren in den Sporn die nach vorn gerichteten Pollinarien, noch ehe sie mit dem Kopf das Beutelchen berührt, gegen die ein wenig tiefer stehende Narbe, wo sie wegen deren Klebrigkeit hängen bleiben. Zieht das Insekt schließlich den Kopf aus der Blüte

heraus, so zerreißt das Pollinarium und läßt einen Teil seiner Pollenpakete auf der Narbe zurück. Ohne die Hilfe eines besuchenden Insektes können die Pollinarien nicht aus der Anthere herausbefördert werden, so daß also spontane Autogamie unmöglich ist.

Ganz ähnlich verhalten sich in ihrer Blüteneinrichtung die übrigen Arten von *Orchis*, nur daß Größe, Form und Zeichnung der Blütenhülle, ferner die Länge des Spornes und die Weite seines Einganges viele Verschiedenheiten zeigen; bisweilen ist der Sporneingang so verengt, daß kaum mehr *Apiden*, sondern viel eher Falter mit ihrem Rüssel eindringen können. Während die Arten der verwandten Gattung *Ophrys* wahrscheinlich als Dipterenblumen anzusehen sind, jedoch überhaupt wenig Insektenbesuch erfahren und sich teilweise, wie namentlich *O. apifera*, durch Herabsinken der Pollinarien auf die Narbe regelmäßig selbst befruchten, weist bei *Himantoglossum* wiederum die Struktur der Blüte auf Immenbesuch hin. Die genannte Gattung, von der die Riemenblume, *H. hircinum*, bei uns als Seltenheit auf Bergwiesen wächst, zeichnet sich durch die ganz bizarre Form der Lippe aus. Diese erreicht bei der bockig riechenden Blume (Fig. 112) eine Länge von etwa 6 cm und ist riemenartig schmal und gedreht, wodurch die gegen 20 cm lange, reichblütige Ähre ein sehr sonderbares Aussehen bekommt. Auch hier legen sich die 3 äußeren und die beiden oberen inneren Blütenblätter helmartig zusammen; sie sind weißlich gefärbt und zeigen außen grüne Adern, innen dunkelpurpurne Längsstreifen. Die abwärts gerichtete Lippe hat an ihrer Basis einen kurzen kegelförmigen Sporn, dessen Eingang von Haaren verdeckt ist; von hier aus ist die Lippe auf eine Strecke von 8—9 mm ungeteilt und zeigt in der Mitte eine fleischige halbzylindrische, ca. 3 mm breite Partie, welche weiß mit purpurnen Zeichnungen ist, und an die sich seitlich jederseits ein schmutzig oder bräunlich grüner, krauser, flügelartiger Rand anschließt. Dann teilt sich die Lippe in einen Mittel- und zwei Seitenzipfel, welche schmal, von ver-

schiedener Länge und unregelmäßig verbogen sind. Der Mittelzipfel ist ca. 50 mm lang, dabei nur 2—2,5 mm breit; anfangs behält er noch etwa 5 mm weit eine ziemliche Dicke und weiße Farbe, dann wird er dünn, bräunlich grün, und in 3—5 Windungen unregelmäßig spiralig gedreht. Über dem Sporneingang und unter dem Beutelchen am Grunde des Staubblattes steht die stark glänzende, viereckige, ausgehöhlte Narbe, deren beide wulstigen Seitenränder dunkelpurpurn gefärbt sind. Im übrigen ist die Blüteneinrichtung dieselbe wie bei *Orchis*.

Fig. 112. *Himantoglossum hircinum.*
A Blüte von vorn; 3fach vergr. B Längsschnitt durch die Blüte, *F* Fruchtknoten, *Sp* Sporn, *L* Basis der Lippe; 4fach vergr. C Geschlechtssäule von vorn, *A* Antherenfach, *Sch* Schnäbelchen, *N* Narbenfläche; 8fach vergr.

In der unter den einheimischen *Orchideen* mehrfach vertretenen Gruppe der *Neottieen* ist die Struktur der Geschlechtssäule eine andere als bei den *Ophrydeen*, zu denen die vorher erwähnten Gattungen gehören. Von *Apiden* wird unter den *Neottieen* die kleine, in schattigen Nadelwäldern zerstreut, aber bisweilen herdenweise wachsende *Goodyera repens* (Fig. 113) besucht. Ihre ährenförmigen Blütenstände bestehen aus etwa 20 weißlichen einseitswendigen Blüten, deren Fruchtknoten nicht gedreht und samt den äußeren Blütenblättern mit einer drüsigen

Behaarung versehen ist. Ein helmartiges Organ wird hier nur von dem obersten der äußeren und den beiden seitlichen inneren Blumenblättern gebildet, die seitlichen äußeren und die Lippe sind gerade vorgestreckt, so daß in den wagerecht stehenden Blüten seitlich ein dichter Verschluß erreicht wird und vorn nur ein enger Zugang entsteht, der auf die ebenfalls wagerecht gestellte Geschlechtssäule zuführt. Er bildet vorn eine Rinne, da die Lippe hier der Länge nach zusammengefaltet ist, während sie sich in ihrem hinteren Teil verbreitert und zu einem Nektar führenden

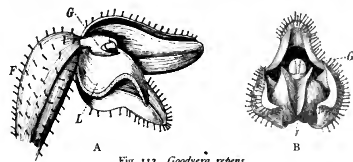


Fig. 113. *Goodyera repens.*
A Blüte längs durchschnitten, B von vorn; *F* Fruchtknoten, *L* Lippe, *G* Geschlechtssäule; 6fach vergr.

Napfe vertieft, aber keinen Sporn trägt. Die Geschlechtssäule gliedert sich in einen oberen Lappen, der an seiner nach unten gerichteten Seite die Anthere trägt, und in einen darunter stehenden, der nach unten die Narbenfläche darbietet und auf seinem Rücken ein wenig hervorragendes Beutelchen mit dem Klebstoff sitzen hat. Aus den beiden Fächern der geöffneten Anthere sinken die Pollinarien, die hier ungestielt sind, heraus und legen sich mit der Spitze auf das Beutelchen. Ein zum Nektarbehälter vordringender Insektenrüssel wird im Blüteneingang unfehlbar so geleitet, daß er an das Beutelchen anstoßen muß: dieses zerreißt, und der herausquellende milchweiße, an der Luft rasch erhärtende Klebstoff kittet sich nach unten dem Rüssel, nach oben den Pollinarien an

und verbindet beide miteinander, so daß bei Verlassen der Blüte die Imme die Pollinarien mitnimmt. In älteren Blüten, deren Pollinarien in der Regel von Insekten bereits abgeholt sind, richtet sich die Geschlechtssäule etwas mehr auf, und die am Insektenrüssel haftenden Pollenmassen werden gegen die zähklebrige Narbenfläche gestoßen, wo sie einen Teil der Pollenpaketchen hängen lassen. Spontane Selbstbestäubung ist durch die gegenseitige Lage von Narbe und Pollen durchaus verhindert.

Von den zahlreichen tropischen *Orchideen* mit ihrem bewundernswerten Reichtum an Blumengestalten sind viele auch auf Bestäubung durch langrüsselige Immen eingerichtet; so z. B. die in Mittel- und Südamerika einheimische Gattung *Cattleya*, von der mehrere Arten wegen ihrer sehr großen und prachtvollen Blumen in unseren Gewächshäusern häufig kultiviert werden. Die zuerst von Darwin geschilderte Blüteneinrichtung ist verhältnismäßig einfach und an der in Fig. 114 abgebildeten brasilianischen *C. labiata* zu ersehen. Ihre rot gefärbte und gezeichnete Lippe und die 5 übrigen, hell rosafarbigen Blumenblätter breiten sich so in einer senkrechten Ebene auseinander, daß die Blume etwa 10 cm hoch und fast eben so breit erscheint. Die 4 cm lange Lippe ist im hinteren Teil mit ihren Seitenrändern derart rinnig aufwärts gebogen, daß sie mit der darüber stehenden langen und kräftigen Geschlechtssäule eine geschlossene Röhre bildet; im vorderen Teil breitet sie sich zu einer das Saftmal tragenden Anflugstelle für große Immen aus, die sich am Boden der Lippe unter der Geschlechtssäule gegen den Blütengrund bewegen müssen, wenn sie den in der Mitte des Lippengrundes ausgesonderten Nektar saugen wollen. Erst bei ihrem Rückzug aus der Blume wird der Imme infolge der Struktur der Geschlechtssäule der wachsartige Inhalt der beiden Antherenfächer auf den Rücken geheftet. Die Geschlechtssäule ist ein etwa 25 mm langes, in demselben Sinn wie die Lippe gebogenes Gebilde, das an seinem abwärts geneigten Vorderende in der Mitte eine 2fächerige Anthere mit je 2 gestielten

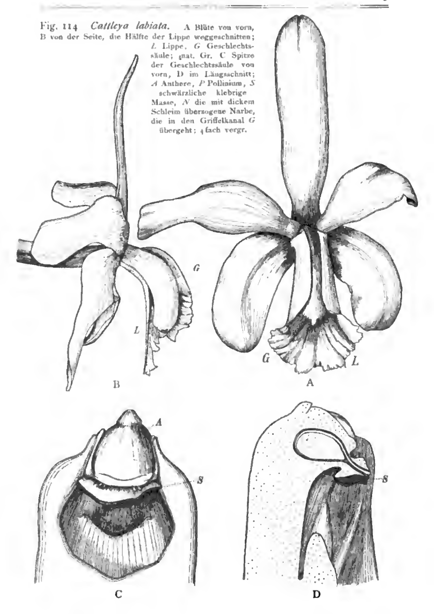


Fig. 114 *Cattleya labiata.* A Blüte von vorn, B von der Seite, die Hälfte der Lippe weggeschnitten; *L* Lippe, *G* Geschlechtssäule; 1 nat. Gr. C Spitze der Geschlechtssäule von vorn, D im Längsschnitt; *A* Anthere, *P* Pollinium, *S* schwärzliche klebrige Masse, *N* die mit dickem Schleim überzogene Narbe, die in den Griffelkanal *G* übergeht; 4 fach vergr.

Pollinarien in jedem Fache, unmittelbar darunter an der Unterseite eines lippenähnlichen Randes eine offene Klebdrüse mit schwärzlicher Klebmasse und dahinter zurückliegend eine ausgedehnte, mit dickem Schleimüberzug bedeckte Narbe trägt. Die Stielchen der 4 Pollinarien sehen mit ihren Enden zwischen der Anthere und der Klebdrüse hervor. Eine in die Blume hineinschlüpfende Imme drückt die Lippe etwas herab und kommt mit der Klebdrüse wenig in Berührung; wenn sie aber verkehrt aus der Lippe herauskriecht, so hebt sie die Klebdrüse nach außen empor, drückt mit ihrem Rücken gegen die Klebmasse, und ein großer Teil von dieser quillt hervor, erreicht die Basis der Anthere und befestigt sich und die Stiele der Pollinarien auf dem Rücken des Insektes, welches beim Verlassen der Blume die Pollinarien mit sich führt, um sie in der nächsten besuchten Blüte gegen die Narbenfläche zu stoßen und einen Teil des Pollens dort zurückzulassen.

Der von den vorher beschriebenen Lippenblumen in mancher Hinsicht abweichende Veilchen-Typus ist vorzugsweise in der Gattung *Viola* vertreten. Ein der Unterlippe vergleichbarer Blumenteil ist hier das unpaare, unten stehende Kronblatt, welches an seinem Grunde in einen nach hinten gerichteten Sporn ausgeht; eine Art Oberlippe bilden bei den verschiedenen Arten bald die beiden oberen Kronblätter allein, bald auch noch die ihnen sich nähernden mittleren. Der Sporn dient als Safthalter und hat bei den meisten Veilchenarten eine solche Länge, daß der darin geborgene Nektar von kurzrüsseligen oder langrüsseligen Immen ausgebeutet werden kann; bei wenigen Arten, wie z. B. der gelb blühenden *V. biflora* ist er so kurz und weit, daß die Blumen hauptsächlich von Fliegen besucht und befruchtet werden, und bei einigen andern, wie *V. calcarata* und *V. cornuta*, ist ein langer und dünner Schmetterlingsrüssel zur Erlangung des Nektars erforderlich. Im übrigen ist die Blüteneinrichtung bei den zahlreichen Arten der Gattung sehr ähnlich, besonders bei den violett oder blau blühenden, wie

z. B. *V. odorata* oder *V. canina* (Fig. 115). Die Blumen nehmen hier auf dem am Ende gebogenen Blütenstiel eine wenig nach abwärts geneigte Lage ein, wobei die 5 Blätter der zygomorphen Krone sich so ausbreiten, daß anfliegende Hummeln sich beliebig darauf niederlassen können. Auf dem unteren Kronblatt befindet sich ein Saftmal in Gestalt eines hellen Fleckes am Grunde und dunkelvioletter Linien, welche in den durch Haare und die Geschlechtsorgane versperrten Blüteneingang und Zugang zum nektarhaltigen Sporn weisen. Dieser hat vom Blüteneingang gerechnet beim Hundsveilchen eine Länge von 10—11 mm und kann von den Immen am bequemsten ausgebeutet werden, wenn sie sich auf die beiden oberen Kronblätter setzen und, den Kopf gegen das unterste Kronblatt gewendet, ihren

Fig. 115. *Viola canina.*

A Blüte von der Seite, 4fach vergr. B Geschlechtsorgane, *N* Narbenkopf, *A* Antherenkegel, *C* nektarabsondernde Konnektivanhängsel; 4fach vergr. C Staubblatt von innen gesehen; 4fach vergr. D Pistill, 8fach vergr. E kleistogame Blüte, *1* ausgewachsene Blüte, *2* ein Kelch- und ein Kronblatt, *3* Pistill mit zwei Staubblättern, *4* Pistill; 4fach vergr.

Rüssel unterhalb der im Blüteneingang stehenden Geschlechtsorgane in den Sporn einführen, indem sie sich mit den Vorderbeinen an der Behaarung festhalten, welche die beiden mittleren Kronblätter an ihrem Grunde zu beiden Seiten des Blüteneinganges tragen. Dabei vollziehen sie trotz der Homogamie der Blüte wegen der eigentümlichen Konstruktion der Bestäubungseinrichtung immer Fremdbestäubungen. Im Blütengrunde steht ein oberständiger, 2 mm hoher Fruchtknoten, auf dessen Spitze ein 2,5 mm langer Griffel vermittelst eines Gelenkes beweglich eingefügt ist; an seinem Gipfel geht er in eine abwärts gebogene, mit einer kleinen Öffnung versehene Narbe aus. Fünf dem Blütenboden eingefügte Staubblätter umgeben dicht das Pistill; sie haben fast gar kein Filament, ihre weniger als 2 mm langen Antheren liegen seitlich aneinander und umschließen den Fruchtknoten, die an ihrer Spitze befindlichen blattartigen Konnektivanhänge legen sich dicht um den Griffel unterhalb der Narbe. Die beiden unteren Antheren besitzen außerdem noch je einen etwa 2,5 mm langen, schräg nach unten gerichteten Konnektivfortsatz, welcher als Nektarium fungiert, in den Sporn hineinreicht und den abgesonderten Nektar in diesen hineinfließen läßt, sodaß er sich im Grunde des Spornes ansammelt. Die Antherenfächer öffnen sich nach innen und entlassen trockenen, pulverigen Pollen, der aber zwischen den zusammenschließenden Antheren liegen bleibt, bis ein eingeführter Insektenrüssel Griffel und Antheren aus ihrer Lage bringt. Eine Imme muß, wenn sie in der vorhin beschriebenen Stellung ihren Rüssel in die unterhalb der Geschlechtsorgane verlaufende Rinne schiebt, die am Grunde des untersten Kronblattes in den Sporn verläuft, dabei an die nach unten vorstehende Narbenspitze anstoßen und belegt sie zunächst mit Pollen, wenn solcher von früheren Besuchen her am Rüssel haftet. Ferner aber wird das Narbenköpfchen wegen der leichten Beweglichkeit des Griffels in die Höhe gehoben, dadurch der feste seitliche Verschluß der zu einem Hohlkegel miteinander

vereinigten Antheren gelockert und infolgedessen fällt aus den zwischen den Antheren entstandenen Spalten eine Portion Pollen herunter auf die Unterseite des Insektenrüssels. Damit er hier besser haftet, scheidet die kleine Narbenöffnung ein Flüssigkeitströpfchen aus, welches den einfahrenden Rüssel im Vorbeistreichen etwas anfeuchtet.

Sehr zahlreiche *Viola*-Arten bringen neben den geschilderten chasmogamen Blüten auch noch kleistogame hervor, und da sie es in den verschiedensten Gegenden und an den verschiedenartigsten Standorten tun, so muß man in dieser Fähigkeit eine von alter Zeit her phylogenetisch ererbte Eigenschaft, nicht aber eine Anpassung an äußere Verhältnisse erblicken. Diese kleistogamen Blüten werden (in dem der Entfaltung der Blüte vorhergehenden Jahre) früher angelegt als die chasmogamen, entwickeln sich dann aber langsamer, so daß sie erst nach den chasmogamen bis in den Sommer hinein zum Vorschein kommen. Ihre Bildung beruht auf einer Entwicklungshemmung der Blütenteile, die vorzugsweise die Blütenhüllen betrifft, aber die Geschlechtsorgane noch bis zur Funktionsfähigkeit gelangen läßt. Da die kleistogamen Blüten immer Samen produzieren, so ist ihr Vorkommen für die Pflanze namentlich dann von Vorteil, wenn der Samenansatz der chasmogamen Blüten unsicher oder mangelhaft ist. Wie bei allen Veilchenarten so zeigen auch bei *V. canina* die kleistogamen Blüten (Fig. 115 E) eine starke Verkleinerung aller Organe, besonders der Kronblätter, welche zu kaum kenntlichen Schüppchen verkümmert sind; die 5 etwa 5 mm langen Kelchblätter, die ungefähr die halbe Länge haben, wie die der chasmogamen Blüten, bleiben knospenförmig zusammengeschlossen. Von den normalen 5 Staubblättern sind nur die beiden unteren vorhanden, und ihre Antheren besitzen statt 4 nur 2 Fächer, indem die beiden hinteren fehlgeschlagen sind. Auf dem Fruchtknoten sitzt ein ganz kurzer, nach unten gekrümmter Griffel, dessen kleine Narbe durch diese Biegung zwischen die beiden Antheren zu stehen kommt. Der Pollen ist normal

ausgebildet, seine Körner treiben aber im Innern der Fächer Pollenschläuche, diese durchbrechen die Antherenwandung an der Spitze und wachsen in die benachbarte Narbe hinein. Staubblätter und Pistill sind etwa 1,5 mm lang, also abgesehen vom Griffel gegenüber den chasmogamen Blüten nur wenig verkleinert.

D. DIE SCHMETTERLINGSFÖRMIGEN IMMENBLUMEN.

Der Namen für diese Blumengruppe rührt davon her, daß ihr Typus durch die Arten der großen Familie der *Papilionaceen* oder Schmetterlingsblütler vertreten wird, an die man noch einige andere, systematisch nicht näher verwandte, aber in der Blüteneinrichtung große Ähnlichkeit zeigende Blumen anschließen kann. Die Schmetterlingsform stellt gewissermaßen die Umkehrung der Lippenblume dar, insofern als die Geschlechtsorgane hier in der unteren Partie der zygomorphen und in der Regel horizontal stehenden Blume eingeschlossen sind und eine sternotribe Pollenübertragung durch die besuchenden Immen stattfindet; der obere Teil der Krone übernimmt dagegen vorzugsweise die Anlockung der Insekten. Bei deren Besuch werden infolge eines verwickelten Blütenmechanismus Pollen und Narbe so weit aus ihrem Verschluß frei gemacht, daß die Behaftung des Insektes mit Pollen und die Belegung der Narbe durch Allogamie ermöglicht wird.

Bei den *Papilionaceen* sind die Blumen meistens zu Trauben, Ähren oder Köpfen zusammengestellt und deshalb auch in solchen Fällen genügend augenfällig, wo die Einzelblüten nur eine sehr geringe Größe haben, wie das z. B. in den Gattungen *Trifolium* und *Medicago* vorkommt. Die Blüten (vgl. Fig. 116) besitzen einen meist unscheinbaren, verwachsenblättrigen Kelch und eine Krone, deren 5 Blätter in charakteristischer Ausbildung die „Schmetterlingsblume" zusammensetzen. Sie haben im Blütengrunde entspringende Nägel und verbreiterte, verschiedenartig gefärbte Platten;

die zwischen den Nägeln häufig vorhandenen Lücken werden durch die eng anliegende Kelchröhre verschlossen, die überhaupt die unteren Teile der Krone fest zusammenhält. Das hintere und obere Kronblatt, die sog. Fahne, ist das größte von allen und deswegen dasjenige, welches am Schauapparat der Blume die Hauptrolle spielt; es trägt auch oft ein Saftmal und richtet seine Platte aufwärts in die Höhe. Unter der Fahne stehen in der Blume 2 seitliche, einander spiegelbildlich gleiche Kronblätter, welche Flügel genannt werden und sich über den beiden unten stehenden Kron-

Fig. 116. *Tetragonolobus siliquosus.*
A u. B Blüte von vorn und von der Seite in nat. Gr. C Flügel von innen; D Fahne; E Schiffchen von oben mit den Nektarzugängen am Grunde; F Schiffchen mit den eingeschlossenen Geschlechtsorganen von der Seite; G Pistill; 3fach vergr.

blättern so zusammenwölben, daß sie diese mehr oder weniger verdecken. Die untersten Kronblätter sind die kleinsten in der Blüte und an ihren Platten mit den unteren Rändern so zusammengewachsen, daß sie miteinander ein taschen- oder kapuzenartiges Behältnis bilden, welches als Schiffchen oder Kiel bezeichnet wird. Diese 5 Kronblätter liegen so fest aneinander, daß die Blume vollkommen geschlossen ist und der unter der Fahne liegende Zugang zu ihrem Grunde, ähnlich wie bei den maskierten Blumen, von den besuchenden Immen erst gewaltsam geöffnet werden muß. So beschützen die Kronblätter die eingeschlossenen Geschlechtsorgane und den Nektar vor Regen und vor den Angriffen von solchen Insekten, welche die Blumen wegen zu geringer Körperkraft nicht öffnen können oder den Eingang nicht zu finden wissen, und bewahren die Genußmittel der Blüten für die intelligenten und zum Vollzug der Bestäubung geeigneten Immenarten auf, die in der Tat die weitaus häufigsten Besucher sind. Zugleich bietet die Zusammenordnung der Kronblätter sowohl von vorn wie von der Seite gesehen eine augenfällige Schaufläche dar, und der Duft der Blumen, der meistens angenehm und oft sehr kräftig ist, dient ebenfalls als ein wirksames Mittel zur Anlockung von Besuchern. Schließlich greifen die Kronblätter derartig ineinander, daß beim Öffnen der Krone durch Insekten Pollen und Narbe aus dem Schiffchen hervortreten und in einer für die Fremdbestäubung günstigen Weise mit dem Insektenkörper in Berührung kommen. Um diesen Mechanismus zu verstehen, ist es notwendig, vorher die Beschaffenheit der männlichen und weiblichen Organe der Blüte näher kennen zu lernen.

Die Blüten der *Papilionaceen* sind zwitterig. Im Grunde der Blüte steht ein meist langgezogener Fruchtknoten, der entsprechend der Stellung der ganzen Blume eine wagerechte Lage einnimmt und an seiner Spitze einen sich scharf senkrecht aufwärts biegenden fadenförmigen Griffel trägt, an dessen Ende sich eine kleine Narbe befindet. In einer

geringen Entfernung vom Fruchtknoten sind in dessen Umkreis 10 Staubblätter eingefügt, welche das Pistill dicht umgeben und dadurch in ihrer Lage festgehalten werden, daß sie entweder alle oder 9 von ihnen an den Staubfäden zu einer den Fruchtknoten umhüllenden Röhre verwachsen sind, die sich am Ende in die einzelnen, je eine Anthere tragenden Filamente auflöst. Ob 9 oder alle 10 Staubfäden miteinander verwachsen sind, das hängt davon ab, ob im Blütengrunde Nektar abgeschieden wird, oder nicht. Meistens ist es der Fall, und zwar geschieht dann die Nektarabsonderung durch die Innenseite des Grundes der Staubfadenröhre, und der Nektar sammelt sich in dem rinnenförmigen Raume rings um die Basis des Fruchtknotens an; zu ihm wird nun dadurch ein Zugang für den Insektenrüssel eröffnet, daß das oberste Staubblatt seiner ganzen Länge nach von seinen Nachbaren getrennt bleibt. So ist die von den 9 verwachsenen Filamenten gebildete Röhre an ihrer Oberseite durch einen Schlitz geöffnet, der zwar durch das darauf liegende 10. Staubblatt zugedeckt wird, aber am Grunde dieses Staubblattes in 2 löcherartige Zugänge zum Nektarbehälter zerfällt, die sich dadurch ausbilden, daß entweder das freie Staubblatt an dieser Stelle sich bogig aufwärts krümmt, oder die angrenzenden verwachsenen Staubfäden sich an der Basis auswärts biegen, oder daß beides zugleich geschieht. Es gibt aber auch zahlreiche *Papilionaceen*, in deren Blüten kein Nektar enthalten ist, die den besuchenden Insekten entweder nur Pollen als Genußmittel darbieten oder bisweilen an Stelle des Nektars einen süßen, im Gewebe eingeschlossenen Saft, der von den Insekten erbohrt werden muß, aber außerhalb des Staubfadenzylinders untergebracht ist. In solchen Fällen haben die Immen keine Veranlassung, in die Staubfadenröhre mit dem Rüssel einzudringen, und diese ist durch völlige Verwachsung aller 10 Filamente durchaus geschlossen.

Um nun bei eintretendem Insektenbesuch den vorderen Teil der Geschlechtsorgane, die eine durch den kräftigen

Fruchtknoten gefestigte wagerechte Säule bilden, freizulegen, nach Wegfliegen der Insekten aber wiederum im Schiffchen zu bergen, dazu dienen die beiden Flügel der Krone. Sie breiten sich wie ein Dach über dem Schiffchen aus und bieten den anfliegenden Immen die geeignetste Stelle, wo sie sich auf der Blüte niederlassen können; durch das Gewicht des Insektes und durch dessen Bestreben, seinen Kopf unter der feststehenden Fahne in die Blüte hineinzuzwängen, werden die beiden wegen ihrer dünnen Nägel leicht beweglichen Flügel nach unten gedrückt und nehmen dabei auch das Schiffchen mit sich, weil sie mit ihm in einer so festen Verbindung stehen, daß es an allen Auf- und Abwärtsbewegungen der Flügel teilnimmt. Diese Verbindung wird bald dadurch hergestellt, daß die Flügel an ihrem Grunde Einstülpungen besitzen, die in entsprechende Vertiefungen der Schiffchenblätter genau hineinpassen, bald dadurch, daß an dicht aufeinander liegenden Stellen der Schiffchenblätter und Flügel die Zellen der beiderseitigen Epidermen miteinander verschränkt sind. Aber die Flügel besitzen auch eine Einrichtung, vermittelst deren sie und mit ihnen das Schiffchen in die ursprüngliche Lage zurückkehren, die Blüte sich also wieder verschließt, wenn der Druck auf die Flügel aufhört; sie sind nämlich an dem nach oben gewendeten Eck der Basis ihrer Platte mit einem elastischen, blasen- oder fingerförmigen Fortsatz versehen, der sich von oben her über die Geschlechtssäule legt, bei der Abwärtsbewegung der Flügel an ihr herabgleitet, bei Aufhören der Belastung aber, von der Seite her gegen die Geschlechtssäule gepreßt, an deren oberer Wölbung heraufgleitet und dadurch Flügel und Schiffchen in die Höhe zieht. Alle Blütenorgane kehren damit in eine solche Lage zurück, daß bei erneutem Insektenbesuch der ganze Mechanismus von neuem in Wirksamkeit treten kann; deshalb fehlt eine Einrichtung zum Heraufziehen des Schiffchens über die Geschlechtsorgane denjenigen *Papilionaceen*-Blüten, bei denen ein einmaliger Insektenbesuch zum Vollzug der Bestäubung ausreicht.

Trotz der im allgemeinen großen Übereinstimmung wenigstens der einheimischen *Papilionaceen* in dem soeben geschilderten Blütenbau treten im einzelnen doch verschiedene Abänderungen auf, die nicht nur durch die mannigfachen Größenverhältnisse der Blüten und ihrer einzelnen Organe, sondern noch mehr dadurch bedingt werden, daß der Pollen den besuchenden Insekten in verschiedenartiger Weise aufgeladen wird. Danach hat Delpino und später H. Müller 4 Typen der *Papilionaceen*-Blüteneinrichtung unterschieden, die zwar Übergänge ineinander zeigen, im ganzen aber wohl charakterisiert sind, und für die auch hier Beispiele angeführt werden sollen.

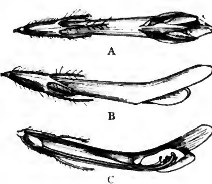


Fig. 117. *Trifolium pratense.*
A Blüte von unten, B von der Seite, C im Längsschnitt; 4 fach vergr.

Die einfachste Form dieser Bestäubungseinrichtungen wird als Klappvorrichtung bezeichnet und zeigt sich darin, daß bei Abwärtsbewegung des Schiffchens aus dessen Spitze die Enden der Staubblätter mit den Antheren und das Ende des Griffels mit der Narbe hervortreten, um nach Aufhören des Druckes auf Flügel und Schiffchen von diesem wieder eingeschlossen zu werden. Unter den zahlreichen hierher gehörigen Gattungen verdienen die Kleearten eine besondere Erwähnung, weil bei den meisten Arten der Gattung *Trifolium* die Nägel des Schiffchens und der Flügel, oft auch der Fahne, mit der Staubfadenröhre zusammengewachsen sind, so daß der ganze hintere Teil der Blume eine Röhre bildet, die bei den einzelnen Arten von sehr verschiedener Länge ist und im Umkreise der Fruchtknotenbasis Nektar enthält. Beim Rotklee (*T. pratense*, Fig. 117)

sind die Nägel aller Kronblätter und die Staubfadenröhre zu einem 9—10 mm langen Hohlzylinder zusammengewachsen, der auf dem Rücken der Staubfadenröhre einen von dem freien Staubblatt nicht geschlossenen Schlitz als Zugang zum Nektar zeigt. Die purpurroten, kräftig nach Honig duftenden Blüten sind zu ansehnlichen, kugeligen Köpfen zusammengestellt, und da sie auch reichlichen Nektar enthalten, so werden sie von zahlreichen Immenarten eifrig besucht; auch einzelne Schmetterlinge finden sich an ihnen ein. Da zur Erreichung des Nektars ein 9—10 mm langer Rüssel erforderlich ist, so sind alle kurzrüsseligen *Apiden* und auch die Honigbiene von seinem Genuß ausgeschlossen, wenn sie ihn nicht, wie die Erdhummel, durch Anbeißen der Blumenröhre gewinnen. Die normalen Besucher schieben, während sie sich mit den Vorderbeinen an den Flügeln, mit den Mittel- und Hinterbeinen an benachbarten Blüten festhalten, ihren Rüssel unter der Fahne in den Blütengrund, drehen dabei Flügel und Schiffchen nach unten, und aus der Schiffchenspitze tritt, da der Griffel ein wenig länger ist als die Staubfäden, zuerst die Narbe und sogleich nachher die Gesamtheit der an ihrer Oberseite mit Pollen bedeckten Antheren hervor und pressen sich gegen die Unterseite der Imme. Dabei erfolgt, wenn das Insekt schon Pollen von einer andern Blüte mitgebracht hat, Allogamie, und diese ist, wie zahlreiche Versuche gezeigt haben, allein von Erfolg, da der Rotklee in hohem Grade selbststeril ist. Verläßt das Insekt die Blüte, so kehrt das Schiffchen infolge der eigenen Elastizität seines Grundes in seine ursprüngliche Lage zurück und schließt die Geschlechtsorgane wieder ein.

Andere *Trifolium*-Arten besitzen zum Teil eine kürzere, zum Teil eine längere Kronröhre als *T. pratense.* Bei dem ebenfalls selbststerilen Weißklee (*T. repens*) hat z. B. der untere, röhrig geschlossene Teil der Blume nur eine Länge von 3 mm, deshalb werden seine Blüten von der Honigbiene — neben andern *Apiden* und einigen Schmetterlingen — reichlich beflogen und befruchtet. Die sehr kleinen und

unscheinbaren Blüten des Ackerklees (*T. arvense*) besitzen eine nur 1,5 mm lange Kronröhre, die in der 2 mm langen Kelchröhre steckt, und werden von verschiedenartigen Insekten besucht; sie sind aber in hohem Grade selbstfertil, eine Eigenschaft, die für die einjährige Pflanze, der auf dem Acker, wo sie als Unkraut wächst, jedenfalls oft nur geringer Insektenbesuch zuteil wird, von großem Nutzen sein muß. Auf der andern Seite zeigt *T. alpestre* mit einer 14 mm langen Blumenröhre bereits einen Übergang von Hummelblumen zu Falterblumen.

Bei dem zweiten Typus der *Papilionaceen*-Blüte, der Bürsteneinrichtung genannt worden ist, übernimmt eine am Griffel unterhalb der Narbe angebrachte bürstenartige Behaarung die Aufgabe, den aus den Antheren hervorgetretenen Pollen auf sich festzuhalten und den besuchenden Insekten zur Abholung zu präsentieren (vgl. Fig. 118). Alsdann öffnen sich die Antheren bereits zu einer Zeit, wo die Blüte sich noch im Zustande einer herangewachsenen Knospe befindet, setzen den Pollen auf die in ihrer unmittelbaren Nähe stehende Griffelbürste ab, und die freien Enden der Staubfäden ziehen sich verwelkt zurück, so daß sie später, wenn die aufgegangene Blüte von Insekten besucht wird, gar nicht mehr aus der Schiffchenspitze heraustreten. Die Behaarung des Griffels besteht aus schräg aufwärts gerichteten Borsten, die bald das ganze Griffelende rings umgeben, bald nur auf dessen Innenseite oder Außenseite eine kürzere oder längere Strecke bedecken. Die Narbe nimmt die Griffelspitze oberhalb der Behaarung ein und ist in vielen Fällen durch besondere Vorrichtungen, wie z. B. einen Kranz von Sperrhaaren, gegen eine Belegung mit eignem Pollen geschützt; häufig ist sie aber schon in der Blütenknospe derartig von Pollen umgeben, daß man Autogamie für unausbleiblich halten sollte. Aber auch dann tritt sie keineswegs immer ein, weil sich die Narbe jetzt oft noch in einem nicht befruchtungsfähigen Zustand befindet. Nur hapaxanthe Arten sowohl dieser, wie anderer Gruppen der

Papilionaceen besitzen die Fähigkeit, sich autogam zu bestäuben und zu befruchten. Bei Eintritt von Immenbesuch an den *Papilionaceen*-Blüten mit Bürsteneinrichtung wird infolge der vorher beschriebenen Verbindung der Flügel mit dem Schiffchen das letztere so weit abwärts bewegt, daß aus seiner Spitze das Griffelende hervorkommt und der Unterseite des Besuchers zuerst die Narbe, dann die in der Griffelbürste etwas tiefer sitzende Pollenmasse angepreßt wird; so erfolgt bei wiederholtem Besuch immer zuerst Allogamie, sodann die Aufladung von neuem Pollen auf das Insekt. Diese Bürsteneinrichtung, die vornehmlich bei den *Vicieen* ausgebildet ist, zeigt mancherlei Modifikationen. So ist bei einigen *Lathyrus*-Arten, wie namentlich bei *L. sativus*, der in wärmeren Ländern häufiger als bei uns angebauten Platterbse, die ganze Blüte infolge einer Drehung von Schiffchen und Griffel etwas unsymmetrisch gebaut. Der wie bei allen *Lathyrus*-Arten flach zusammengedrückte und auf seiner nach innen gewendeten Seite mit der Bürste ausgestattete Griffel ist hier um ca. 90° so gedreht, daß die Griffelbürste links, die ursprüngliche Außenseite nach rechts steht; die Vorderkante des Schiffchens zeigt eine S-förmige Biegung, durch die seine Spitze nach der linken Seite gewendet wird, und das linke Schiffchenblatt besitzt vorn eine tiefe Einfaltung, vor welcher der Griffel im Schiffchen eingeschlossen

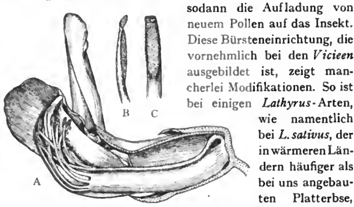


Fig. 118. *Lathyrus vernus.*

A Blüte von der Seite, Kelch, Fahne und Schiffchen längs durchschnitten, ein Flügel weggenommen; in der Schiffchenspitze liegen die Spitzen der Geschlechtsorgane eingeschlossen; 4fach vergr. B Griffelspitze von der Seite, C von innen; unter der Narbe die mit Pollen beladene Griffelspitze; 8fach vergr.

liegt. Die Flügel sind an ihrem Grunde fest mit dem Schiffchen verbunden und legen sich dachförmig über dieses; der rechte trägt aber an der Stelle, mit welcher er über der Schiffchenspitze liegt, eine Ausbauchung, durch die beim Herabdrücken des Schiffchens die Griffelspitze mit der kleinen Narbe hervortritt. Bei Besuch von Bienen erfolgt, wenn sie sich gerade auf die Flügel setzen, pleurotribe Pollenaufladung, da ihnen eine Stelle auf der rechten Seite hinter dem Kopf bestäubt wird; sie bewirken immer Allogamie.

Die Blüten der Erbse (*Pisum sativum*) gehören derselben *Papilionaceen*-Gruppe an, aber der Zusammenschluß der Kronblätter und die Verbindung von Flügeln und Schiffchen sind so fest, daß die bei uns einheimischen Immen nicht kräftig genug sind, um die Blume so weit zu öffnen, daß sie den Nektar erreichen und das Heraustreten der Griffelspitze bewirken könnten. Deshalb werden die Erbsenblüten sehr wenig von Insekten besucht, besitzen aber dafür die Fähigkeit, sich mit vollkommenem Erfolge selbst zu bestäuben, so daß einmal entstandene Sorten sich sehr leicht rein erhalten lassen.

Eine dritte Form der Schmetterlingsblüteneinrichtung ist von Delpino mit der Bezeichnung einer Nudelspritze (italienisch „stantuffo") belegt worden. Sie beruht darauf, daß beim Herabziehen des Schiffchens aus dessen Spitze in jüngeren Blüten band- oder nudelförmige Pollenmassen hervortreten, bis der Pollenvorrat der Blüte erschöpft ist, und an älteren Blüten an derselben Stelle die Narbe zum Vorschein kommt, um bestäubt zu werden. Die Schiffchenspitze dient in solchen Blumen als Pollenbehälter (vgl. Fig. 116 u. 119) und ist dazu geschickt, weil nicht nur die unteren Ränder der beiden Schiffchenblätter in der gewöhnlichen Weise miteinander zusammengewachsen sind, sondern eine solche Verwachsung auch im vorderen Teil an den oberen Rändern stattgefunden hat; nur unmittelbar an der Spitze des Schiffchens bleibt eine schmale Spalte unverwachsen, um das Hervortreten der Geschlechtsorgane zu ermöglichen. Die Entleerung der

Antheren geschieht auch hier schon im Knospenzustande der Blume, und der Blütenstaub füllt die ganze, schnabelförmig ausgezogene Schiffchenspitze aus, wenn die Blume sich öffnet; nach hinten wird die Pollenmasse dadurch begrenzt und zusammengehalten, daß entweder 5 (äußere) von den 10 Staubfäden an ihrer Spitze keulig anschwellen und sich oberhalb der 5 andern dicht aneinanderlegen, oder daß dieser Dienst von 5 Antheren übernommen wird. Das letztere ist z. B. in den Blumen der *Lupinus*-Arten (Fig. 119)

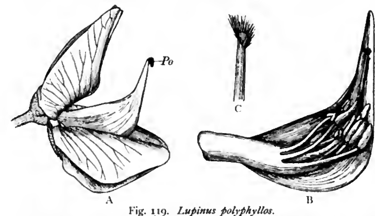


Fig. 119. *Lupinus polyphyllos.*
A Blüte von der Seite mit herabgezogenen Flügeln, aus der Schiffchenspitze tritt ein Band von Pollen *Po* aus; 2fach vergr. B Schiffchen nach Wegnahme seiner nach vorn liegenden Hälfte, um die Lage der Geschlechtsorgane zu zeigen; 4fach vergr. C Griffelspitze mit der von einem Haarkranz umgebenen Narbe; 16fach vergr.

der Fall, die zugleich zu jener Gruppe von *Papilionaceen* gehören, bei denen alle 10 Staubfäden zu einer geschlossenen Röhre verwachsen sind und eine Nektarabsonderung nicht stattfindet. Die lebhafte Farbe der zu ansehnlichen Infloreszenzen zusammengestellten Blumen, bei manchen Arten auch ein starker Duft lockt dennoch Honigbienen und andere Immen in ausreichender Menge zum Besuch der Blüten an. Wenn sie sich auf den Flügeln niederlassen und den Blütengrund auf seinen Nektargehalt untersuchen, so wirken beim Herabziehen des Schiffchens die in der Entwicklung etwas

zurückgebliebenen Antheren der 5 inneren Staubblätter wie der Stempel einer Pumpe auf die in der Schiffchenspitze zusammengehäufte Pollenmasse, die von den 5 eher sich öffnenden und weit größeren Antheren der äußeren Staubblätter herstammt, und pressen eine Portion davon aus dem Spalt an der Schiffchenspitze heraus, wo er als ein locker zusammenhängendes Band zu Tage tritt und an der Unterseite des besuchenden Insektes haften bleibt. Wenn durch wiederholte Insektenbesuche endlich der Pollenvorrat erschöpft ist, so kommt bei der Abwärtsbewegung des Schiffchens aus dessen Spitze das Griffelende zum Vorschein, um nun die Narbe an denselben Teil des Insektenkörpers zu drücken, der sich an früher besuchten Blüten mit Pollen beladen hatte. Gegen den Pollen der eigenen Blüte ist die Narbe einigermaßen durch eine steife, schräg aufwärts gerichtete Behaarung abgesperrt.

Die meisten *Papilionaceen* mit Nudelspritzeneinrichtung besitzen nektarhaltige Blüten und eine mit 2 Zugängen am Grunde geöffnete Staubfadenröhre; so z. B. der Hornklee (*Lotus corniculatus*) und der ihm nahe verwandte *Tetragonolobus siliquosus* (Fig. 116), bei denen der in der Schiffchenspitze wirksame Pumpenstempel durch die angeschwollenen Enden der 5 äußeren Staubfäden gebildet wird. Bei *Lotus*, wo die Narbe vom Knospenzustand der Blüte an vom eigenen Pollen dicht umgeben ist, tritt dennoch keine Autogamie ein, weil die Narbe erst empfängnisfähig wird, wenn durch wiederholten Insektenbesuch der Pollen entfernt und die die Narbenoberfläche bedeckenden Papillen an der haarigen Unterseite der besuchenden Insekten zerrieben worden sind.

Als letzte der bei den einheimischen Schmetterlingsblütlern vertretenen Bestäubungsvorrichtungen ist die Explosionseinrichtung zu nennen, die ebenfalls sowohl bei nektarhaltigen wie bei nektarlosen Blüten zur Ausbildung gekommen ist. Erstere findet man in der Gattung *Medicago*, deren kleine, meist gelb gefärbte Blüten in kurzen Trauben oder Köpfen stehen. Bei *M. falcata* (Fig. 120) sind die Blütenstände verhältnismäßig groß und durch die goldgelbe Farbe augen-

fällig; sie werden daher reichlich von Immen, daneben auch von Faltern besucht. Die Staubfadenröhre hat in dieser Blume die Neigung, sich in einem Bogen aufwärts gegen die Fahne hin zu krümmen, was sich sofort zeigt, wenn man die Geschlechtssäule freilegt; an diesem Bestreben, welches in der Struktur der oberen Staubfäden seine mechanische Ursache hat, wird sie aber in der jungfräulichen Blüte dadurch gehindert, daß sie im Schiffchen eingeschlossen bleibt und von diesem gemeinsam mit den Flügeln gewaltsam in einer geraden und horizontalen Lage gehalten wird. Die beiden das Schiffchen bildenden Kronblätter zeigen an der Basis ihrer Platten je eine nach oben vorspringende, mit



Fig. 120. *Medicago falcata.*
A Jungfräuliche Blüte, B dieselbe im Längsschnitt, C explodierte Blüte längs durchschnitten; 4fach vergr.

einer Einstülpung versehene Ecke, welche sich von oben her fest auf die Geschlechtssäule legt und durch die Flügel in ihrer Lage gehalten wird. Diese besitzen an der entsprechenden Stelle erstens zwei tiefe Einsackungen, mit denen sie sich in die Einstülpungen des Schiffchens einpassen, zweitens zwei lange, nach hinten gerichtete fingerförmige Fortsätze, die sich in der Weise nach oben und innen krümmen, daß sie die Geschlechtssäule etwas weiter hinten von oben umfassen und festhalten. Die Spannung, welche sich so zwischen der elastischen Geschlechtssäule und dem Schiffchen nebst den Flügeln ausgebildet hat, wird nun ausgelöst, sobald ein Insekt durch Einführen seines Rüssels in die Mitte der Blüte die Flügel nach unten drückt und die fingerförmigen Fortsätze der Flügel oder auch die ineinander gefalteten Ecken auseinanderzieht: dann schnellen Staubfadenröhre und Pistill

plötzlich in die Höhe, schlagen gegen die Unterseite des Rüssels oder Leibes des besuchenden Insektes und legen sich, wenn dieses die Blüte verlassen hat, an die Vorderseite der Fahne, während Flügel und Schiffchen ihre Lage beibehalten. Bei dieser „Explosion" der Blüte wird die Narbe sowohl mit Pollen aus derselben Blüte belegt, wie auch mit fremdem, wenn der Besucher solchen mitbringt. Auch in

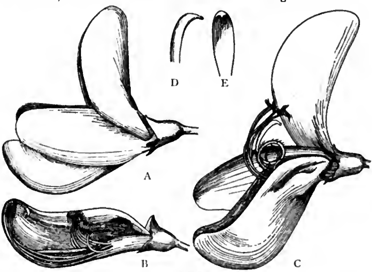


Fig. 121. *Sarothamnus scoparius.*

A Blüte von der Seite im jungfräulichen Zustand; 2fach vergr. B Schiffchen nach Wegnahme einer Längshälfte, dio gespannt darin liegenden Geschlechtsorgane zeigend; 2fach vergr. C explodierte Blüte nach Wegnahme eines Flügels und der Hälfte der Fahne; 2fach vergr. D u. E Griffelspitze von der Seite und von innen; 8fach vergr.

jungfräulichen Blüten ist die Narbe vom eigenen Pollen schutzlos umgeben, so daß ohne Zweifel immer spontane Autogamie stattfindet; sie ist aber, wie Versuche ergeben haben, ohne Erfolg für die Samenbildung, Allogamie also die einzig wirksame Form der Bestäubung.

In einer etwas anderen Weise kommt die Explosionseinrichtung an den nektarlosen großen goldgelben Blumen des Besenginsters (*Sarothamnus scoparius*, Fig. 121) zustande.

Der elastisch gespannte und an seiner Bewegung gehinderte Teil in der Blüte ist hier vorzugsweise der lange Griffel, erst in zweiter Linie die Staubblätter, die hinten zu einer geschlossenen Röhre verwachsen sind und sich weiter vorn so voneinander lösen, daß die 5 oberen kürzer sind, und also ihre Antheren weiter hinten stehen, als die 5 unteren, die bis in die Schiffchenspitze reichen und in sie ihren Pollen absetzen. Die Hemmung für den wie eine gespannte Feder im Schiffchen liegenden Griffel wird dadurch gebildet, daß die beiden Schiffchenblätter auch im vorderen Teil ihrer oberen Ränder miteinander verbunden sind, so daß der Griffel bei seiner Streckung längs der unteren Kante des Schiffchens in dessen Spitze ausgestreckt erhalten wird, während er doch das Bestreben hat, sich nach oben einzurollen. An seiner Spitze ist der Griffel plattenförmig zusammengedrückt und am äußersten Ende trägt er eine kleine Narbe. Die Blüten werden von Hummeln und Honigbienen besucht, welche die Explosion auslösen können, außerdem auch von kleineren Immen, Schwebfliegen und Blumenkäfern, welche dazu zu schwach sind. Die aufgerichtete Fahne ist mit einer Zeichnung aus dunkleren Linien geziert, die man für ein Saftmal halten müßte, wenn die Blüten nicht nektarlos wären: vielleicht dient sie dazu, die Besucher dazu zu verleiten, in der Blüte nach Nektar zu suchen, wenn sie sich auch schließlich mit der Pollenernte begnügen müssen. Hummeln und Bienen benehmen sich an der Blüte in gleicher Weise, nur haben die Honigbienen größere Schwierigkeiten, die Blüte zu öffnen. Sie umfassen beim Anfliegen mit Mittel- und Hinterbeinen die Flügel, während sie Vorderbeine und Kopf unter die Mitte der Fahne drängen. Dadurch werden die Flügel mit Gewalt abwärts gedrückt, und da sie am Grunde ihrer Platten wieder mit dem Schiffchen fest verbunden sind, so macht dieses die Abwärtsbewegung mit, wobei seine zusammenschließenden oberen Ränder von der Basis nach der Spitze fortschreitend allmählich auseinanderweichen. Sobald sie bis zur Mitte auseinander gegangen sind, schnellen die

5 kürzeren Staubblätter, die sich schon in der Knospe nach oben geöffnet hatten, hervor und schleudern einen Teil ihres Pollens der Biene gegen den Bauch. Sie läßt sich in der Regel dadurch nicht weiter stören und zwängt sich andauernd unter die Fahne, so daß der Spalt des Schiffchens immer mehr gegen die Spitze vorrückt. Ist dabei der Punkt erreicht, gegen welchen die Griffelspitze drückt, so erfolgt nun eine zweite, viel stärkere Explosion, denn es schnellt der Griffel los und schlägt mit seiner die Narbe tragenden Spitze der Biene auf den Rücken, zugleich wird ihr der größte Teil des Pollens, den die Griffelplatte mit sich gerissen hat, auf den Rücken geschleudert und fahren die langen Staubblätter hervor, indem sie sich einwärts krümmen. Entfernt sich die Biene, die von dem reichlichen Pollen, der noch an den Antheren haftet, zu sammeln pflegt, so rollt sich der Griffel zu einer ganzen Windung zusammen, die sich später noch so weit fortsetzt, daß seine Spitze mit der Narbe wieder nach oben gerichtet ist. Nach der Explosion senken sich Schiffchen und Flügel herab und die Enden der Geschlechtsorgane ragen aus dem Schiffchen heraus. Solche Blüten werden von Hummeln und Honigbienen nur ausnahmsweise noch besucht, wobei immer noch eine sternotribe Pollenübertragung stattfinden kann; auch andere Insekten, welche explodierte Blüten besuchen, können nachträglich, wenn die Narbe nicht schon während der Explosion bestäubt worden ist, solche Übertragungen vollziehen. Die Blüten des Besenstrauches sind wiederum durchaus selbststeril.

Andere Abänderungen der *Papilionaceen*-Blüte, als die hier beschriebenen Bestäubungsformen, kommen bei den einheimischen Arten nicht vor; bei den exotischen sind sowohl Vereinfachungen und Rückbildungen des Blütenbaues, wie auch Anpassungen an die Bestäubung durch Kolibris und Honigvögel beobachtet worden.

Die Form der Schmetterlingsblüte kehrt in einigen mit den *Papilionaceen* gar nicht verwandten Familien wieder, so bei der in Nordamerika einheimischen *Collinsia*, die zu

der an Blumengestalten so reichen Familie der *Scrophulariaceen* gehört, und bei der *Solanaceen*-Gattung *Schizanthus*, die Chile bewohnt, von der aber eine schön blühende einjährige Art *S. pinnatus* (Fig. 122) bei uns nicht selten als Zierblume gezogen wird. Die Blüte besitzt einen 5 blätterigen Kelch und eine in der Färbung sehr veränderliche zygomorphe Krone, die im aufgeblühten Zustande durch Biegung des Blütenstieles sich in wagerechter Lage so einstellt, daß

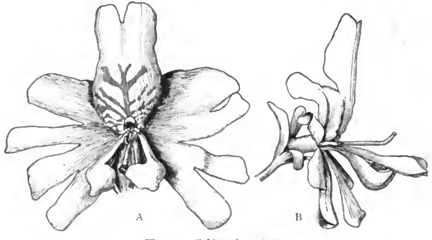


Fig. 122. *Schizanthus pinnatus.*
A Blüte von vorn, B von der Seite; 2fach vergr.

die ursprünglich obere Partie nach unten gewendet ist. Die Kronröhre ist etwa 6 mm tief und 2,5 mm weit; sie spaltet sich in einen ausgebreiteten Saum, der von vorn gesehen eine Schaufläche von 35 mm Durchmesser bildet und an dem man eine aufgerichtete, mit einem schön gezeichneten Saftmal versehene Oberlippe, 2 vierzipfelige Seitenlappen und eine vierzipfelige Unterlippe unterscheiden kann. Die 2 mittleren Zipfel der Unterlippe sind kürzer als die seitlichen und legen sich zu einem „Schiffchen" aneinander, welches die beiden fertilen Staubblätter an seinem Grunde liegen hat.

Außer ihnen stehen noch 2 kurze und verkümmerte Staubblätter im Eingang zur Kronröhre, aus der ein fadenförmiger, am Ende in die Höhe gebogener Griffel wagerecht hervorragt und an seiner Spitze eine kleine, mit den Antheren gleichzeitig zur Geschlechtsreife entwickelte Narbe darbietet. Das Schiffchen der Unterlippe hält die beiden Staubblätter in seiner Längsrinne dadurch fest, gewissermaßen angeleimt, daß es an dieser Stelle dicht mit Drüsenhaaren besetzt ist, deren schleimige Köpfchen sich zusammenschließen und sich an die Unterseite der Filamente ankleben. Diese fahren in die Höhe, wenn sie vom Grunde des Schiffchens gelöst werden. Obgleich der tatsächliche Insektenbesuch dieser Blüten in der Heimat der Pflanze noch nicht beobachtet worden ist, deutet die ganze Einrichtung darauf hin, daß wir es mit einer Immenblume zu tun haben, deren im Blütengrunde enthaltener Nektar solchen Insekten zugänglich ist, die mindestens einen Rüssel von der Länge des Bienenrüssels haben. Wenn diese Tiere auf einer vorher noch nicht besuchten Blüte Platz nehmen wollen, so ist die vorgestreckte Unterlippe dafür allein geeignet; beim Niedersetzen müssen sie mit ihrer Unterseite zuerst die Narbe berühren und sie mit dem Pollen einer andern Blüte belegen, falls sie solchen bereits mitbringen. Sobald sie sich dann auf die Unterlippe setzen und ihren Rüssel in den engen Blüteneingang einführen, so drücken sie dabei die am Grunde miteinander verbundenen Zipfel der Unterlippe so weit nach unten, daß sich das Schiffchen von den Filamenten ablöst, diese in die Höhe schnellen und den auf der Oberseite der geöffneten Antheren enthaltenen Pollen gegen die Unterseite des besuchenden Insektes drücken.

Nach einer andern Richtung abgeändert tritt uns der Typus der schmetterlingsblütigen Immenblume in der *Fumariaceen*-Gattung *Corydalis* entgegen, deren eigentümliche Bestäubungseinrichtung schon vor langer Zeit (1866) durch Hildebrand enträtselt worden ist. Die bei uns häufigste Art, der im zeitigen Frühjahr in Laubwäldern und Gebüschen

mit roten oder weißen, in Trauben stehenden Blüten sich schmückende Lerchensporn (*Corydalis cava*, Fig. 123), besitzt zygomorphe Kronen, die aus 4 Blättern bestehen und ungefähr wagerecht gestellt sind. Das obere Kronblatt richtet sich in seinem vorderen Teile nach Art einer Fahne von 8 mm Höhe und 5 mm Breite auf, während es sich nach hinten in einen 6 mm langen gewölbten Nagel und über den Blütenstiel hinaus in einen ca. 12 mm langen, 3 mm hohen Sporn fortsetzt. Das untere, 15 mm lange Kronblatt ist wagerecht vor-

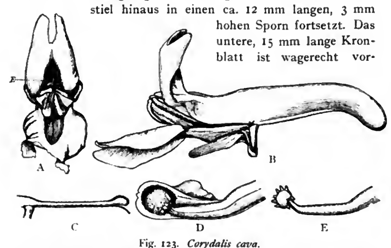


Fig. 123. *Corydalis cava.*

A Blüte von vorn, bei *E* der Blüteneingang; B Blüte von der Seite, 3fach vergr. C Nektar absondernder, unten im Sporn angewachsener Fortsatz der Staubblätter; 3fach vergr. D Vorderende der Geschlechtsorgane, dahinter eins der beiden kleinen Kronblätter; 4fach vergr. E das Ende des Pistills mit der Narbe; 4fach vergr.

gestreckt und bietet sich den Besuchern als bequeme Anflugstelle dar. Seitlich stehen in der Blüte zwei einander gleiche Kronblätter von 10 mm Länge, die in der Art eines Schiffchens die Geschlechtsorgane vollständig einschließen und außerdem durch ihre helle Färbung die Stelle des Blüteneinganges bezeichnen. Dieser ist dadurch lückenlos geschlossen, daß die beiden seitlichen Kronblätter an der Spitze miteinander und in ihren Basalteilen mit dem oberen Kronblatt verwachsen sind und sich dicht an dieses wie auch an das untere anlegen. Im Blütenboden steht das Pistill, welches

in wagerechter Lage zwischen den Schiffchenblättern verläuft, in deren geschlossener Spitze endet und von einer Röhre eng umgeben wird, die sich durch Aneinanderschließen der 2 an den Filamenten zusammengewachsenen Gruppen von je 3 Staubblättern bildet. Sie stehen in der Blüte oben und unten, sind so lang wie das Pistill, und der freie Teil ihrer Staubfäden ist sehr kurz; von den 3 miteinander verwachsenen Staubblättern trägt nur das mittlere eine vollständige Anthere, die beiden seitlichen je eine halbe. Im Grunde des Spornes wird der Nektar geborgen, der von einem gemeinsamen, fadenförmigen, am Ende angeschwollenen Fortsatz der unteren Staubblätter abgesondert wird; dieser ist an der unteren Innenfläche des Spornes angewachsen. Schon vor dem Aufgehen der Blume öffnen sich die Antheren und geben ihren Pollen als rundlichen Haufen in die Schiffchenspitze ab, wo er die kopfförmige, seitlich zusammengedrückte, auf ihrer Kante mit einem Kamm von Zacken besetzte Narbe ganz umhüllt. Um den im Sporn höchstens 4—5 mm weit aufsteigenden Nektar zu erreichen, ist eine Rüssellänge von mindestens 7—8 mm erforderlich, und von den zur Blütezeit des Lerchenspornes fliegenden Immen besucht vorzugsweise die Pelzbiene (*Anthophora pilipes*) die Blüten so zahlreich und eifrig, daß wohl keine unbefruchtet bleibt. Auch die Honigbiene, deren Rüssel zur Erlangung des Nektars zu kurz ist, findet sich oft, um Pollen zu sammeln, an den Blüten ein und vollzieht dabei Bestäubungen; Hummeln dagegen ziehen es vor, den Sporn oben anzubeißen, um den Nektar zu stehlen, und durch die von ihnen gemachten Löcher gewinnt dann auch die Honigbiene den Nektar. Normal saugende Immen klammern sich an der Unterlippe oder dem Schiffchen an und führen ihren Rüssel zwischen letzterem und der Oberlippe in die Blüte ein; dabei drücken sie die Schiffchenspitze herab und kommen in jungen Blüten an ihrer Unterseite mit dem auf dem Narbenkopf hervortretenden Pollen in Berührung. Nach dem Aufhören des Druckes springt das Schiffchen in seine frühere Lage zurück und um-

schließt die Geschlechtsteile wieder; dies wiederholt sich so lange, bis der Pollen von den Immen abgeholt ist, die vom Pollen befreite Narbe aus dem Schiffchen hervortritt, und ihre aus einem zarten, schwammigen Gewebe bestehenden Höcker an dem haarigen Insektenkörper zerrieben worden sind. Jetzt erst ist die Narbe empfängnisfähig und regt den durch Insektenhilfe auf sie übertragenen Pollen aus jüngeren Blüten zum Austreiben der Pollenschläuche an. Die eigentümliche Beschaffenheit der Narbe erklärt bis zu einem gewissen Grade die zuerst von Hildebrand festgestellte Tatsache der hohen Selbststerilität von *Corydalis cava*, die an dieser Pflanze um so auffallender erschien, als spontane Autogamie anscheinend ausnahmslos erfolgen muß. Doch zeigte L. Jost, dem wir neue, sehr sorgfältige Untersuchungen über die Ursachen der Selbststerilität verschiedener Pflanzen verdanken, daß auch auf einer durch Zerreiben der Höcker empfängnisfähig gemachten Narbe die aus der eigenen Blüte stammenden Pollenkörner zwar keimen, im Leitgewebe des Griffels sich aber nicht gut weiter entwickeln und also keine Befruchtung vermitteln können.

Während einige andere *Corydalis*-Arten, wie *C. solida*, in der Selbststerilität mit *C. cava* übereinstimmen, sind andere, wie *C. ochroleuca* und *C. capnoides*, selbstfertil, und dasselbe ist bei der nahe verwandten Gattung *Fumaria* der Fall, die in ihrer Blüteneinrichtung in allen wesentlichen Punkten mit *Corydalis* übereinstimmt, aber kleinere und unansehnlichere Blumen besitzt.

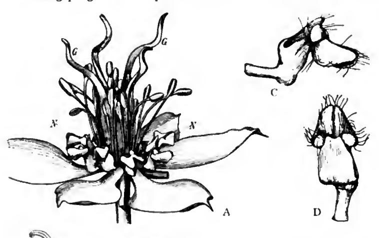
E. IMMENBLUMEN MIT UMWANDERUNGS-EINRICHTUNG.

Hier treffen wir auf einen ganz andersartigen Typus von Immenblumen, wie in den beiden vorhergehenden Gruppen. Die Blumen sind groß, von aktinomorphem Bau, und breiten sich auf aufrechten Stielen ungefähr wagerecht aus; der Nektar wird am Blütengrunde so dargeboten, daß Insekten, die ihn ausbeuten wollen, in einer ringförmigen Linie in der

Blüte umherwandern müssen; die Antheren und Narben befinden sich oberhalb des Besuchers in einer solchen Lage, daß sie von den zur Bestäubung geeigneten Insekten mit dem Rücken berührt werden; Dichogamie und Platzwechsel der männlichen und weiblichen Organe führen mit Sicherheit Fremdbestäubung herbei.

In ausgezeichneter Weise hat Sprengel die Umwanderungseinrichtung beschrieben und gedeutet, welche die Blumen des wilden Schwarzkümmels (*Nigella arvensis*), eines zu den *Ranunculaceen* gehörigen, bei uns stellenweise vorkommenden, einjährigen Ackerunkrautes, zeigen. In ganz ähnlicher Ausbildung findet sie sich auch bei anderen *Nigella*-Arten, z. B. *N. damascena*, die aus den Mittelmeerländern stammt und in unseren Gärten nicht selten unter dem Namen „Jungfer im Grünen" als Zierpflanze gezogen wird (Fig. 124). Die 5 hellblauen, sich auf einen Durchmesser von ca. 30 mm flach auseinander breitenden Kelchblätter sind hier kronenartig ausgebildet und übernehmen die Rolle des Schauapparates, mit dem die Blumen von den unmittelbar darunter stehenden haarförmig zerspaltenen dunkelgrünen Hüllblättern sich sehr hübsch abheben. Die eigentlichen Kronblätter, 8 an der Zahl, folgen in einem Kreis auf die Kelchblätter, sind aber viel kleiner und zu eigentümlich gebauten Nektarbehältern umgewandelt, die Sprengel „Saftmaschinen" genannt hat; sie sind blau und dunkelgrün gefärbt, besitzen einen hohlen, knieförmig gebogenen Stiel und erweitern sich von dem Knie an zu einem krugförmigen Nektarbehälter, der durch einen lose aufliegenden Deckel oben verschlossen ist und von einer inwendig liegenden, absondernden Drüse mit Nektar versorgt wird. Nur die klugen Immen wissen den Nektar zu finden und den Deckel zu öffnen; indem sie bei diesem Geschäft sich von einer Saftmaschine zur andern begeben, marschieren sie in einem Kreise in der Blüte umher und berühren dabei mit ihrem Rücken in jüngeren Blüten die den gelben Pollen nach unten darbietenden Antheren, in alten Blüten die deren Stelle später einnehmenden Narben. Denn

die Blüten, die viele Tage hindurch blühen und sich auch bei Nacht oder schlechter Witterung nicht mehr schließen, sind in ausgeprägter Weise protandrisch. In ihrer Mitte stehen



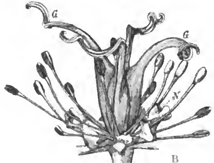


Fig. 124. *Nigella damascena.*
A junge Blüte im männlichen Zustand; B Geschlechtsorgane einer älteren im weiblichen Zustand befindlichen Blüte; *N* die Nektarien, *G* die Griffel; 3fach vergr. C u. D ein Nektarium von der Seite und von oben; 8fach vergr.

4 oder 5 unten miteinander verwachsene, grüne Fruchtknoten, die sich oberwärts voneinander trennen und allmählich in je einen fadenförmigen, korkzieherartig gedrehten Griffel übergehen. Im ersten, einige Tage dauernden Zustand jeder Blüte sind die Griffel nach oben gerichtet und besitzen noch keine Narben. Dagegen beginnen bald nach dem Aufgehen der Blume die in der Mitte um die Pistille herum aufgerichtet stehenden, zahlreichen, in 8 radialen Reihen zwischen den Saftmaschinen angeordneten Staubblätter, von außen nach

innen fortschreitend, ihre Antheren an der nach außen gewandten Seite zu öffnen und neigen sich an ihrer Spitze bogig so weit nach außen und unten, daß größere Immen (Honigbienen, Hummeln u. a.) mit der Rückenseite ihres Bruststückes den Pollen berühren und sich damit beladen. Die abgeblühten Staubblätter senken sich allmählich nach außen und fallen später ab; aber noch bevor das geschieht, krümmen sich die Griffel bogig herab und an einer ihrer Längskanten, die wegen der Drehung der Griffel ebenfalls in einer spiraligen Linie verläuft, bilden sich 2 nebeneinander liegende Streifen von Narbenpapillen aus. Insekten, welche in solchen älteren Blüten umherwandern, setzen den auf ihrem Rücken mitgebrachten Pollen mit Sicherheit auf den Narbenstreifen ab und bewirken also Allogamie; aber beim Ausbleiben von Insekten kann auch sehr leicht Autogamie erfolgen, da das Herabbiegen der Griffel schon zu einer Zeit stattfindet, wo die Staubblätter sich noch nicht niedergelegt haben und ihre Antheren noch Pollen enthalten. Diese spontane Selbstbestäubung scheint auch durchaus von Fruchtbarkeit begleitet zu sein, denn die Blüten setzen immer Früchte an, obwohl sie nicht regelmäßig von Insekten besucht werden.

Eine ähnliche Einrichtung zeigen bei sehr verschiedener Nektarbergung die Passionsblumen (Fig. 125), von denen z. B. die brasilianische *Passiflora coerulea* und Bastarde zwischen ihr und anderen Arten bei uns häufig in Gewächshäusern gezogen werden. Die großen Blumen der erstgenannten Art besitzen 5 Kelchblätter, die unterseits grün, oben weiß gefärbt sind, und mit ihnen abwechselnd 5 weiße Kronblätter von derselben Größe und Gestalt; beiderlei Blütenhüllblätter legen sich zu einer großen 10strahligen Scheibe in wagerechter Stellung auseinander und sind an ihrem Grunde zu einem kesselförmigen Behältnis miteinander verwachsen. Aus ihm erhebt sich die stielartig verlängerte Blütenachse ca. 2 cm hoch und trägt einen eiförmigen Fruchtknoten mit 3 weit auseinandergespreizten Griffeln, die sich am Ende

zu einer kopfförmigen Narbe verdicken; mit dem Fruchtknotenstiel sind die Filamente der 5 Staubblätter im unteren

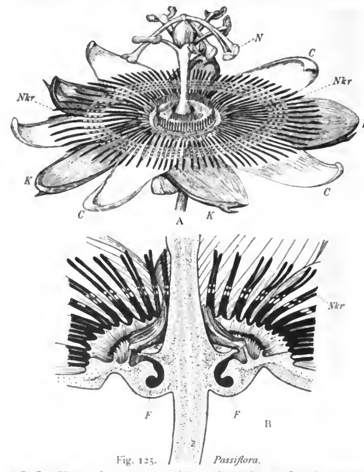


Fig. 125. *Passiflora.*

A Geöffnete Blüte von *P. coerulea* × *alata*, schräg von oben gesehen; nat. Gr. B Längsschnitt durch den mittleren Teil der Blüte von *P. coerulea*; 3fach vergr. *K* Kelchblätter, *C* Kronblätter, *N* Narbe, *Nkr* äußerster Kreis der Nebenkrone, *F* nektarhaltige Furche. Nach Dodel.

Teil verwachsen, und erst unterhalb des Fruchtknotens lösen sie sich und spreizen sich auseinander. Die den Grund des

Fruchtknotenstieles ringförmig umziehende kesselförmige Vertiefung des Blütengrundes ist zu einem eigentümlichen Nektarbehälter ausgebildet, in dem das Nektarium halseisenartig vom äußeren Rande des Kessels nach innen vorspringt. Der Innenrand des Nektarbehälters legt sich so über den Außenrand, daß der Nektar nur durch einen schmalen ringförmigen Spalt zugänglich wird und kleine Insekten ihn nicht erreichen können. Eine zweite Saftdecke entspringt unmittelbar außerhalb dieses Zuganges in Form von gitterartig angeordneten Fäden, die unten knieförmig gebogen sind und sich mit ihren oberen, dunkel purpurn gefärbten Enden schräg aufwärts an den Fruchtknotenstiel anlegen. Außerdem fällt in der Blume noch eine aus mehreren Kreisen fädiger Gebilde bestehende Nebenkrone auf, die ein kreisförmig in der Blüte verlaufendes Saftmal hervorbringt. Die Gitterfäden sind von einem Kreis kurzer, aufrechter Fäden von weißer Farbe umgeben, die in ein dunkelviolettes Knöpfchen enden, und noch weiter außen stehen 2 Reihen strahliger Fäden, die sich ziemlich wagerecht auf die Kelch- und Kronblätter legen; sie sind im äußersten Drittel hellblau, in der Mitte milchweiß, im innersten Drittel dunkelblau gefärbt, und so verläuft auf ihnen ein weißer Kreis auf blauem Grunde, der den besuchenden Insekten den Weg weist, auf dem sie in der Blume herumwandernd den in dem Kessel enthaltenen Nektar aussaugen können. Die Befruchter sind Immen von so bedeutender Körpergröße, daß sie, wenn sie auf den wie Radspeichen angeordneten Fäden des äußeren Nebenkronenkreises umherspazieren und den Rüssel in das Nektarbehältnis senken, mit ihrem Rücken die höher stehenden Geschlechtsorgane berühren und dabei Fremdbestäubung vollziehen. Die Blumen, welche nur einen Tag lang geöffnet bleiben, sind nämlich wieder stark protandrisch. Wenn sie aufgehen, so sind die Antheren bereits geöffnet, aber mit der von Pollen bedeckten Fläche nach außen gerichtet; dann drehen sie sich so, daß sie an der Spitze der Filamente rechtwinkelig zu diesen stehen und die geöffnete Seite nach

unten wenden. Die 3 Griffel mit ihren kopfförmigen grünen Narben breiten sich jetzt etwa 10 mm über den Antheren aus, so daß wohl diese, nicht aber die Narben von besuchenden Insekten berührt und ihres Pollens beraubt werden. In älteren Blüten senken sich die Griffel bogig herab, kommen etwas tiefer zu stehen als die jetzt meist pollenlosen Antheren, und müssen also von dem mit Pollen bestäubten Rücken der Besucher mit Sicherheit gestreift werden. Spontane Selbstbestäubung kann bei der Abwärtsbewegung der Griffel zwar bisweilen eintreten, wenn eine Narbe an eine noch Pollen enthaltende Anthere stößt, aber die Blüten sind selbststeril.

Die angeführten beiden Beispiele für Umwanderungseinrichtungen, die nicht besonders häufig sind, werden genügen, um ihre Eigentümlichkeiten deutlich zu machen.

F. IMMENBLUMEN MIT ANKLAMMERUNGS-EINRICHTUNG.

In dieser Gruppe werden hängende Immenblumen zusammengefaßt, deren Nektar die Besucher nur ausbeuten können, wenn sie sich von unten an die Blüten anhängen und sich an dazu geeigneten Blütenteilen, häufig den herausragenden Geschlechtsorganen selbst, anklammern; dabei berühren sie Pollen und Narben in einer die Fremdbestäubung begünstigenden Weise. Der Pollen ist in der Regel von einer trocknen, mehlartigen Beschaffenheit und wird den besuchenden Insekten auf eine bestimmte Körperstelle gestreut.

Die wesentlichen Züge einer solchen Einrichtung zeigt in einfacher Form das Schneeglöckchen (*Galanthus nivalis*, Fig. 126), dessen Befruchter die Honigbienen sind, die zur Zeit der Blüte des Schneeglöckchens noch sehr wenig Nahrung finden und sich an diesen Blumen deshalb mit Saugen von Nektar und Sammeln von Blütenstaub bei sonniger Witterung eifrig beschäftigen. Die nach unten hängenden Blüten besitzen 2 Kreise von Blütenhüllblättern, die auf dem unterständigen grünen Fruchtknoten eingefügt sind; die größeren äußeren sind milchweiß und breiten sich bei Sonnenschein

so weit auseinander, daß die inneren, welche zusammenschließen und auf ihrer weißen Außenfläche als Saftmal einen herzförmigen grünen Fleck an der Spitze tragen, deutlich sichtbar werden. Auf ihrer Innenseite zeigen die inneren Blütenblätter je 6—7 grüne Längsstreifen, auf denen Nektar ausgesondert wird. Mitten in der Blüte steht ein fadenförmiger Griffel umgeben von 6 Staubblättern, deren auf kurzen Filamenten eingefügte Antheren sich um den Griffel, dessen narbentragendes Ende sie um ca. 1,5 mm überragt, zu einem 3 mm langen Hohlkegel zusammenschließen. Sie öffnen sich an der Spitze mit einem nach unten und innen gerichteten lanzettlichen Spalt und gehen am Scheitel in eine nach außen gebogene Spitze aus. Honigbienen fliegen in der Regel auf einem der drei äußeren Blütenblätter an und wenden sich dann dem Blüteneingang zu. Will das Tier Pollen sammeln, so steckt es Kopf, Vorder- und Mittelbeine in die Blüte hinein, während es sich nur mit den Hinterbeinen an der Außenseite eines inneren Blütenblattes anklammert; zum Saugen hält es sich gewöhnlich auch mit den Vorder- und Mittelbeinen von außen an den inneren Blütenhüllblättern fest. Beim Pollensammeln bepudert sich die Biene mit dem mehligen Pollen am Kopf, und wenn sie den durch die hängende Stellung der Blume sehr gut gegen Regen geschützten Nektar aufsaugt, so stößt sie dabei unvermeidlich an eine oder einige der hervorstehenden Antherenspitzen an und ver-

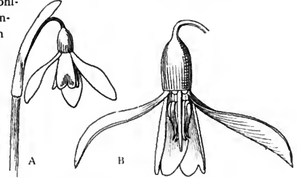


Fig. 126. *Galanthus nivalis.*
A Blüte in nat. Gr., B nach Entfernung der vorderen Blütenblätter, 2fach vergr.

ursacht dadurch das Herausfallen von Pollen auf ihren Körper. Da die Biene beim Besuch einer Blume immer die weiter hervorragende Narbe eher als die Antheren berührt, so vollzieht sie mit Ausnahme der zuerst besuchten Blüte immer Xenogamie, weil die Pflanzen einblütig sind. Beim Ausbleiben von Insektenbesuch kann spontane Selbstbestäubung durch Herabfallen von Pollen auf die tiefer stehende Narbe leicht eintreten.

Im Bau einfacher, aber durch zweihäusige Trennung der Geschlechter ausgezeichnet sind die Blumen des Spargels (*Asparagus officinalis*, Fig. 127), die auch einen erheblichen Größenunterschied der beiderlei Blüten zeigen. Alle Blüten besitzen eine Blütenhülle aus 6 glockig zusammenneigenden Blättern und hängen an einem in der Mitte mit einem Gelenk versehenen Stiel nach unten. An den männlichen Blüten ist die Blütenhülle 6—8 mm lang, hell orangefarbig und durch Auswärtsbiegung der Blütenblätter mit einem erweiterten Eingang versehen. Im Blütengrunde steht ein kaum 2 mm langes Pistillrudiment mit Spuren der Narbe, welchem die Funktion der Nektarabsonderung zufällt: das Fruchtknotenrudiment enthält 3 Doppelnektarien, indem sowohl in den der Verwachsungsstelle der Fruchtblätter entsprechenden Rinnen, wie in Zwischenräumen innerhalb der Scheidewände Nektar zur Abscheidung kommt, beide vereinigen sich am Gipfel des Fruchtknotens, und der Nektar zieht sich in den Blütengrund. Im Umkreise des Pistills stehen 6 Staubblätter, deren orangegelbe Antheren zusammenneigen. Die weiblichen Blüten besitzen eine nur 3—4 mm lange, blaßgrünliche Blütenhülle, deren Blätter am Blüteneingang sich kaum auseinanderbiegen; sie sind also viel weniger augenfällig als die männlichen. Ihr Pistill ist fast so lang wie die Blütenhülle,

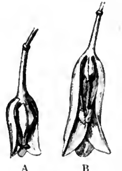


Fig. 127.
Asparagus officinalis.
A männliche, B weibliche Blüte nach Entfernung der drei vorderen Blütenblätter; 4fach vergr.

am Fruchtknoten sind nur die inneren Nektarien ausgebildet, der Griffel ist von einer dreilappigen Narbe gekrönt; um das Pistill herum sind 6 rudimentäre Staubblätter mit verkümmerten, pollenlosen Antheren gestellt, die etwa die halbe Länge des Fruchtknotens erreichen, sich an ihn anlegen und anscheinend funktionslos sind. Die Besucher, Honigbienen und andere Immen, werden vielleicht durch die größere Auffälligkeit der männlichen Blüten veranlaßt, zuerst die männlichen Spargelstöcke zu besuchen, so daß sie beim Eintreffen an den weiblichen bereits mit dem zur Bestäubung nötigen Pollen versehen sind. — Übrigens ist der Spargel eigentlich nicht eine zweihäusige, sondern eine dreihäusige Pflanze, da neben den häufigen männlichen und weiblichen Stöcken seltner auch solche mit Zwitterblüten vorkommen. Diese haben die Größe der männlichen Blüten und auch dieselbe Ausbildung des Andrözeums, aber auch das Pistill ist wohl entwickelt und seine gleichzeitig mit den Antheren geschlechtsreife Narbe steht meist über, bisweilen aber auch so zwischen den Staubbeuteln, daß spontane Autogamie erfolgen muß. Von besonderem Interesse sind die Zwitterstöcke dadurch, daß an manchen von ihnen alle möglichen Übergänge zu männlichen, an anderen noch seltener solche zu rein weiblichen Blüten vorkommen, so daß sich die Herausbildung von eingeschlechtigen aus zwitterigen Blüten hier gewissermaßen noch Schritt für Schritt verfolgen läßt.

Bei den *Dikotylen* kommen Anklammerungseinrichtungen namentlich unter den *Sympetalen*, z. B. in den Familien der *Ericaceen* und *Borraginaceen* vor. Das als vortreffliche Bienenfutterpflanze bekannte Heidekraut (*Calluna vulgaris*, Fig. 128) wird außer der Honigbiene auch noch von sehr zahlreichen anderen kurz- und langrüsseligen Immen, ferner von Fliegen verschiedener Familien und Schmetterlingen besucht, weil der im Grunde der kleinen Blumen geborgene Nektar allen diesen Insekten leicht zugänglich ist. Die in roten, einseitswendigen Trauben angeordneten Blüten werden von der Pflanze bekanntlich in so reicher Fülle hervorgebracht, daß

das Grün der Heidebestände völlig unter der Blütenpracht verschwindet. An der ungefähr wagerecht stehenden, 3 bis 4 mm langen Einzelblüte beruht die Augenfälligkeit vorzugsweise auf dem aus 4 rosenroten Blättern bestehenden Kelch. Auf ihn folgt die ebenso gefärbte, aber kürzere 4zipfelige Krone, in der 8 Staubblätter und das von ihnen umschlossene Pistill stehen. Die Antheren öffnen sich bereits in der Knospe an ihrer Innenseite und tragen an ihrer Basis je 2 nach außen gebogene 2spitzige Anhängsel,

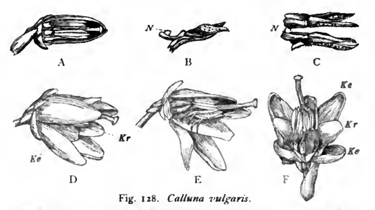


Fig. 128. *Calluna vulgaris.*

A Blütenknospe mit bereits geöffneten Antheren, nach Wegnahme der vorderen Kelch- und Kronblätter; 6fach vergr. B ein Staubblatt von der Seite, C zwei solche von innen, N Nektarium; 12fach vergr. D Blüte in natürlicher Lage von außen, E dieselbe nach Wegnahme von drei Blütenhüllblättern, F dieselbe von unten; *Ke* Kelchblätter, *Kr* Kronblätter; 6fach vergr.

durch deren Berührung die Antheren so bewegt werden, daß sie einen Teil ihres weißen mehligen Pollens herausfallen lassen. Im Blütengrunde befinden sich an der Innenseite der Filamente und mit diesen abwechselnd 8 knötchenförmige, nektarabsondernde Drüsen. Alle Geschlechtsorgane sind etwas nach der Oberseite der Blüte gebogen, so daß der bequemste Zugang zum Nektar an der Unterseite entsteht, und kleinere Insekten führen auch hier ihren Rüssel ein; größere Immen ziehen durch ihr Gewicht die Blüte herunter und saugen von unten. In jedem Fall werden die Besucher,

wenn sie an die Antherenfortsätze anstoßen, auf ihrem Kopf oder Rüssel mit Pollen bestreut, den sie an der weit hervorstehenden Narbe einer später besuchten Blüte absetzen. Noch weiter ist der Eintritt von Fremdbestäubung durch die Protandrie der Blüten gesichert, da die Narbe sich in der Regel erst vollkommen entwickelt, wenn die Antheren ihren Pollen abgegeben haben. Spontane Autogamie kann deshalb nicht eintreten.

Unter den *Borraginaceen* finden sich Blumen mit verschiedenartiger Ausbildung der Anklammerungseinrichtung. Ziemlich einfach ist sie bei der Wachsblume *Cerinthe*, deren großblütige Arten, wie z. B. *C. maior* (Fig. 129) von langrüsseligen *Anthophora*-, *Bombus*- und *Osmia*-Arten besucht werden, die kleinblütigen von Honigbienen und Hummeln. Bei *Cerinthe maior* sind die Blumen abwärts geneigt, haben einen ca. 25 mm langen, grünen, 5blättrigen Kelch und eine Krone von bauchig-zylindrischer Gestalt mit einem auf der Oberseite der Blüte etwas mehr hervortretenden Bauch. Die Kronröhre ist 26—27 mm lang, in der Mitte 8 mm weit, und geht in fünf 2,5 mm lange Zipfel aus, die bei Beginn des Blühens vorgestreckt sind, sich später aber so nach außen zurückschlagen, daß ein runder Blüteneingang von 4—5 mm Durchmesser entsteht. Außen ist die Krone am Grunde und auf einer 6—8 mm breiten Zone am Vorderende zitronengelb gefärbt, der mittlere Teil ist purpurschwarz, nach vorn in Rot übergehend. Etwa 10 mm weit vom Eingang trennen sich die 5 mm dicken, 7 mm langen Filamente von der Kronröhre; sie sind gelb, gegen die Spitze rot gefärbt und tragen eben so lange schwarze, auf ihrer Innenseite gelb gefärbte Antheren, die durch dichtes seitliches Aneinanderschließen einen von dem Griffel durchzogenen Streukegel bilden, der

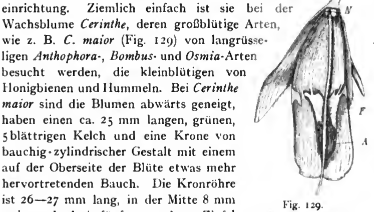


Fig. 129.
Cerinthe maior.
Blüte im Längsschnitt; *A* Antheren, *F* Filamente, *N* nektarabsondernde Unterlage des Fruchtknotens; 2fach vergr.

sich mit dem nach innen abgegebenen weißen pulverigen Pollen füllt und an seiner nach oben gewendeten Basis noch weiter durch am Grunde der Antheren entspringende, kraus gebogene, behaarte Anhängsel verfestigt wird. Der 4teilige Fruchtknoten steht im Grunde der Blüte auf einer Unterlage, welche so reichlich Nektar absondert, daß er in der Krone herabläuft und ihre Innenseite, sowie die Oberfläche der Filamente benetzt. Die Blüten sind protogynisch; schon bevor die Krone aufzugehen beginnt, ragt das Ende des Griffels mit ausgebildeter Narbe um 2—3 mm aus ihr heraus, und erst wenn die Kronzipfel anfangen, sich nach außen zu schlagen, springen die Antheren auf, während der Griffel allmählich sich noch so verlängert, daß er zuletzt um 7 bis 8 mm aus der Blütenöffnung hervorsteht. Deshalb berühren besuchende Insekten immer zuerst die Narbe und belegen sie mit dem Pollen einer andern Blüte, ehe sie sich wieder mit Pollen beladen; sie hängen sich unten an die Krone, führen ihren Rüssel zwischen den Filamenten in den Blütengrund ein, drücken auf die Innenseite der Krone und drängen die kräftigen und starren Filamente auseinander. Diese sind aber mit ihrer Spitze in dem pfeilförmigen Ausschnitt eingefügt, den die Antheren an ihrem Grunde tragen, und ziehen sie an dieser Stelle auseinander; wegen der Verbindung, welche die benachbarten Antheren vermittelst ihrer basalen Anhängsel zeigen, weichen sie nur in ihrer oberen Partie auseinander, d. h. der Streukegel öffnet sich an seiner Spitze und läßt eine Portion Pollen auf die Unterseite des an der Blume hängenden Insektes herabfallen. In älteren Blüten, in denen der Zusammenschluß der Antheren nicht mehr fest ist, kann wohl spontane Autogamie durch Pollenfall eintreten, und schließlich beim Verblühen auch dadurch, daß sich die Krone mit den Staubblättern ablöst und die noch Pollen enthaltenden Antheren an der Narbe vorüberstreifen.

Die Gattung *Symphytum* (Beinwell) zeigt eine Abänderung in ihrer sonst ähnlichen Blüteneinrichtung durch einen eigentümlichen Verschluß des Blüteneinganges. Er wird durch 5 sog.

Hohlschuppen herbeigeführt, schuppenförmige Einstülpungen der Krone, die bei dem häufigen *S. officinale* im Innern der Kronröhre eingeschlossen sind, bei *S. bulbosum* (Fig. 130) aber ca. 4 mm weit aus der Krone hervorragen. Dessen hellgelbe Blumen sind in der Jugend abwärts geneigt, stellen sich später ziemlich wagerecht und beim Verblühen sogar schräg aufwärts; deshalb ist die Möglichkeit zu spontaner Autogamie nicht in der Weise vorhanden, wie bei *Cerinthe maior*, mit der *Symphytum bulbosum* in der Protogynie übereinstimmt. Der grüne, außen rauhhaarige, in 5 Zipfel tief gespaltene Kelch umgibt die keulig-zylindrische Krone am Grunde, deren Länge etwa 10 mm beträgt und die sich am Eingang in 5 gleiche, vorgestreckte, 1,5 mm lange Zipfel spaltet. Sie ist in ihrem unteren hohlzylindrischen Teil etwa 4 mm weit und erweitert sich gegen den Eingang nur wenig. Ungefähr in der Mitte entspringen die 5 schlankdreieckigen Hohlschuppen, die sich zu einem den Griffel umschließenden Hohlkegel zusammenlegen und an ihren Rändern dicht mit spitzigen Zacken besetzt sind, welche die besuchenden Insekten hindern, ihren zarten Rüssel zwischen ihnen in die Blüte einzuführen. Dagegen können sie leicht durch den breiten Zwischenraum, welcher sich zwischen Krone und Streukegel befindet, in den Blütengrund eindringen. Hierbei wird die Krone einseitig gedehnt, die Staubfäden und mit ihnen die Antheren werden aus ihrer gegenseitigen Lage verschoben, es fällt Pollen aus dem Antherenkegel in den Hohlschuppenkegel und aus dessen

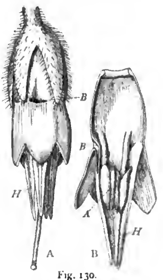


Fig. 130.
Symphytum bulbosum.
A Blüte von außen; B Krone im Längsschnitt; *A* Antheren, *H* Hohlschuppen, *B* Basis einer solchen; 4fach vergr.

Spitze auf den Insektenkörper. Da der Griffel mit der an seiner Spitze stehenden Narbe noch um 3—4 mm über die Hohlschuppen hervorragt, muß er von anfliegenden Insekten immer zuerst berührt und in der Regel auch bestäubt werden.

Endlich beim Boretsch (*Borrago officinalis*, Fig. 131) finden wir eine flach ausgebreitete Krone, aus welcher der von den Staubblättern gebildete Streukegel frei hervortritt. Die Blumen sind auf schräg aufsteigendem, aber vorn bogig herabgekrümmtem Stiel abwärts gerichtet; mit ihren 5 grünen, rauhhaarigen Kelchblättern wechseln die fast bis zum Grunde getrennten, himmelblauen Kronzipfel ab, die sich flach oder etwas nach hinten zurückgebogen zu einer nach unten sehenden Schaufläche von ca. 30 mm Durchmesser ausbreiten und an ihrem Grunde 5 niedrige, mit breitem weißem Rande versehene Hohlschuppen tragen, die gegen das Blau der Krone schön abstechend als Saftmal für die Bienen dienen, zugleich aber auch die hinter ihnen befindlichen 5 Nektarzugänge vor unnützen Besuchern verbergen. Die schwarzen, zu einem schlanken, 6 mm langen Streukegel zusammenschließenden Antheren werden dauernd in ihrer Lage gehalten durch die weißen, kurzen, unten breiten und kräftigen, oben in eine kurze dünne Spitze ausgehenden Filamente, die zudem noch ein hörnchenförmiges, nach innen gekrümmtes, oben dunkelviolett gefärbtes Anhängsel an ihrer Außenseite tragen, welches sich gegen die Basis der Antheren legt. Ganz am Grunde sind die Filamente zu einem Ringe miteinander verwachsen, in dem sich der von der

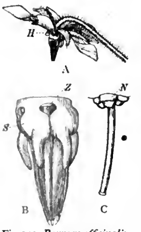


Fig. 131. *Borrago officinalis.* A Blüte in nat. Gr., *H* Hohlschuppen. B der Antherenkegel mit den Staubblattanhängseln *S*, *Z* ein Zugang zum Nektar, dahinter die Basis des Griffels sichtbar; 4fach vergr. C Pistill mit der nektarabsondernden Fruchtknotenunterlage *N*; 4fach vergr.

Fruchtknotenunterlage abgesonderte Nektar hält; darüber befinden sich zwischen je 2 Filamenten rundliche Löcher, die vorher erwähnten Nektarzugänge, die von den Hohlschuppen außen verdeckt werden. Die Blumen bleiben etwa 2 Tage lang geöffnet und sind ausgeprägt protandrisch, so daß ihre Besucher, vorzugsweise Honigbienen und auch andere *Apiden*, regelmäßig Fremdbestäubung bewirken. In jungen Blüten hat sich der Griffel noch nicht vollständig gestreckt, und sein Ende, an dem noch keine Narbe entwickelt ist, liegt im Innern des Antherenkegels eingeschlossen; die Antheren öffnen sich an ihrer Spitze auf der Innenseite zuerst mit 2 kleinen Löchern, die sich allmählich zu Längsspalten ausdehnen und dementsprechend nacheinander Portionen von pulverigem Pollen in den Streukegel austreten lassen. Anfliegende Bienen hängen sich so an die Blumen, daß sie mit den Vorderbeinen die Hohlschuppen fassen, mit den Mittel- und Hinterbeinen sich an den Filamentanhängseln auf 2 entgegengesetzten Seiten anklammern; dann schieben sie den Rüssel zwischen einer Hohlschuppe und den Filamenten in einen der Nektarzugänge und bewegen sich, um allen Nektar auszubeuten, rings um die Filamente herum, wobei sie mit den Füßen bald auf ein Filamentanhängsel, bald auf einen Zwischenraum zwischen zwei solchen treten. Im letzteren Falle setzen sie den Pollenstreuapparat in Bewegung: das feine, hinter dem Anhängsel liegende Filamentende ist an der unteren Antherenhälfte befestigt und teilt sie in zwei ungleiche Teile, die einen ungleicharmigen Hebel darstellen, dessen unterer Arm der kürzere ist; diesen drückt die Biene, indem sie darauf tritt, nach innen, infolgedessen bewegt sich der obere, nämlich die Antherenspitze, nach außen, die Spitze des Streukegels spaltet sich und läßt Pollen auf den Bauch der anhängenden Biene fallen. Nach Entleerung der Antheren wächst der Griffel so weit heran, daß die jetzt an seiner Spitze sich entwickelnde kopfige Narbe vor dem Streukegel erscheint und von besuchenden Bienen mit derselben Stelle des Bauches

berührt wird, die mit Pollen aus jüngeren Blüten behaftet ist.

An den hier besprochenen Blumentypus lassen sich am besten einige der vielgestaltigen Familie der *Ranunculaceen* zugehörige Immenblumen anreihen, obwohl bei ihnen ein besonderer Pollenstreuapparat nicht zur Ausbildung gekommen und der Pollen selbst nicht von pulveriger, sondern von zusammenhaftender Beschaffenheit ist; sie bilden einen Übergang zu dem früher (S. 246 ff.) geschilderten glockigen Typus der weitröhrigen Immenblumen. Hierher gehört u. a. die Blume der Wiesen - Kuhschelle (*Pulsatilla pratensis*, Fig. 132), die sich von ihren nächsten Verwandten mit aufrecht stehenden Blüten durch ihre herabhängende Stellung unterscheidet. Die 5 oder mehr Blütenhüllblätter schließen glockig zusammen und sind an ihrer Spitze so weit nach außen gebogen, daß der Blüteneingang einen Durchmesser von etwa 25 mm zeigt; sie sind inwendig schwarzviolett gefärbt, außen rotviolett und mit weichen, aschgrauen Haaren dicht besetzt. Im Innern der Blüte bildet eine große Menge von Staubblättern, die von außen nach innen an Länge zunehmen, einen goldgelben Kopf, der in der Mitte von zahlreichen Griffeln durchbrochen und überragt wird. Die äußersten, im Blütengrunde stehenden Reihen von Staubblättern sind zu gestielten Knöpfchen umgebildet, welche Nektar absondern. Zu dessen Erlangung wie auch zur Gewinnung von Pollen werden die Blumen von Honigbienen, Mauerbienen und Hummeln besucht, die sich von unten anhängen und sich an dem Staubblattkopf festhalten. Dabei kommen sie an ihrem Bauch immer zuerst mit den hervorstehenden Griffelenden in Berührung und bestäuben, wenn sie von



Fig. 132. *Pulsatilla pratensis*. Junge Blüte im weiblichen Zustand, die zwei vorderen Blütenblätter weggenommen; 2fach vergr.

einer andern Blüte Pollen mitbringen, die an der Griffelspitze stehenden Narben, die sogleich beim Aufgehen der Blume befruchtungsfähig sind. Die Antheren dagegen beginnen je nach der Witterung erst 2—4 Tage später sich zu öffnen, bis dahin befinden sich die Blüten also in einem weiblichen Zustande, in dem nur Allogamie eintreten kann. Auch später ist diese durch die Stellung der Narben begünstigt, wenn Insektenbesuch stattfindet; bleibt er aus, so kann spontane Selbstbestäubung durch Herabfallen von Pollen auf die darunter stehenden Narben vermittelt werden. Als ein Zeichen mit Sicherheit eintretender Fremdbestäubung durch Insektenhilfe darf es betrachtet werden, daß bei *Pulsatilla pratensis* scheinzwitterige männliche und weibliche Blüten, bald auf besonderen Stöcken, bald in Gemeinschaft mit Zwitterblüten, auftreten.

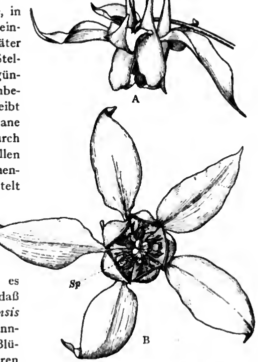


Fig. 133. *Aquilegia alpina.*
A Blüte von der Seite in natürlicher Lage, B von unten; *Sp* Sporneingang; nat. Gr.

Viel ausgeprägter ist die Blüteneinrichtung bei den schönen Hummelblumen der Gattung *Aquilegia* (Akelei), deren prächtigster einheimischer Vertreter die nicht häufige, Alpenwiesen bewohnende *A. alpina* (Fig. 133) ist. Wie bei allen Arten der

Gattung wird der Schauapparat der Blume durch die vereinigte Wirkung von Kelch- und Kronblättern hergestellt. Von oben oder unten gesehen kommen an der Blüte, die ihren Eingang nach unten wendet, die 5 auf beiden Seiten violett gefärbten Kelchblätter am meisten zur Geltung, die eine Länge von 40—45 mm, in der Mitte eine Breite von 20 mm haben, sich an ihrer Basis stielartig verschmälern und sich fast wagerecht auseinanderbreiten; in der Seitenansicht fallen die mit den Kelchblättern abwechselnden Kronblätter mehr ins Auge, die anfänglich eine hell graublaue Färbung zeigen, während des Blühens aber immer mehr blau werden. Sie stehen senkrecht, haben in ihrem unteren Teil die Gestalt eines 20 mm langen, am Eingang 11 mm weiten Trichters und gehen allmählich in einen über die Blüte emporsteigenden Sporn von 15 mm Länge über, der violett gefärbt, am Ende bogig nach innen gekrümmt und etwas verdickt ist. In der Spitze dieser 5 Sporne befindet sich eine fleischige Verdickung, die reichlichen Nektar absondert, und dieser ist auf dem normalen Wege nur langrüsseligen Hummeln zugänglich, welche wegen der ausgeprägten Protandrie der Blüten immer Fremdbestäubungen vollziehen. Zu Anfang des Blühens macht eine Blume einen mehrere Tage andauernden männlichen Zustand durch. Von den zahlreichen, im Blütengrund entspringenden Staubblättern öffnen die innersten zuerst ihre gelben Antheren, die sich dabei ringsum mit Pollen bedecken; ihre Filamente sind am längsten, je weiter nach außen aber die übrigen Staubblätter stehen, desto kürzere Filamente haben sie und diese biegen sich mit der eine noch geschlossene Anthere tragenden Spitze nach außen zurück. Allmählich schreitet das Aufblühen der Antheren auf die äußeren Kreise fort, wobei sich die Filamente gerade strecken, und während dieser Zeit sind die von den 5 Fruchtknoten ausgehenden Griffel zwischen den Staubblättern versteckt und narbenlos. Erst wenn alle Antheren sich geöffnet und ihre Filamente sich etwas nach außen gebogen haben, treten die mit Narbenpapillen besetzten

Griffelenden zwischen den innersten Staubblättern hervor; ob indessen jetzt spontane Autogamie durch Pollenfall eintreten kann, erscheint zweifelhaft, da die Narben wegen der Biegung der Filamente nicht in der Fallinie des Pollens stehen. Hummeln, welche den Nektar saugen wollen, halten sich an den Geschlechtsorganen fest und führen ihren Kopf soweit als möglich in den Eingang eines Spornes ein, berühren dabei mit dem Bauch in jüngeren Blüten die mit Pollen bedeckten Antheren, in älteren zuerst die jetzt hervorragenden Narben und später ebenfalls die Antheren, die noch Pollen enthalten können.

G. IMMENFALLEN.

Die unter dieser Bezeichnung zusammengefaßten Immenblumen haben viele Ähnlichkeit in ihren Blüteneinrichtungen mit den früher als Klemmfallenblumen und Kesselfallenblumen geschilderten Dipterenblumen. Vornehmlich gilt das für die Klemmfallenblumen, deren für *Hymenopteren* wirksame Einrichtung, wie sie in der Familie der *Asclepiadaceen* mehrfach vorkommt und z. B. für *Asclepias Cornuti* häufig beschrieben worden ist, sich in der Hauptsache nur durch die größeren Dimensionen des Klemmapparates und der ganzen Blume von derjenigen von *Vincetoxicum officinale* (vgl. S. 216 ff.) unterscheidet und deshalb hier nicht wiederholt zu werden braucht.

Kesselfallenähnliche Einrichtungen kommen dagegen unter den Immenblumen in einer eigenartigen Ausbildung vor, und zwar unter den *Orchideen*, deren Blütenbau im allgemeinen wir bereits früher (S. 276 ff.) kennen gelernt haben. Hier ist besonders die Gattung *Cypripedilum* mit dem bei uns einheimischen Frauenschuh (*C. calceolus*, Fig. 134), der großblumigsten *Orchidee* unserer Flora, zu nennen, wo die Lippe zu dem die Insekten zurückhaltenden „Kessel" ausgebildet ist. Die Blumen stehen einzeln am Ende des Stengels und sind durch eine Biegung des Fruchtknotens in der gewöhnlichen Weise, mit der Lippe nach unten, orientiert. Die Lippe ist

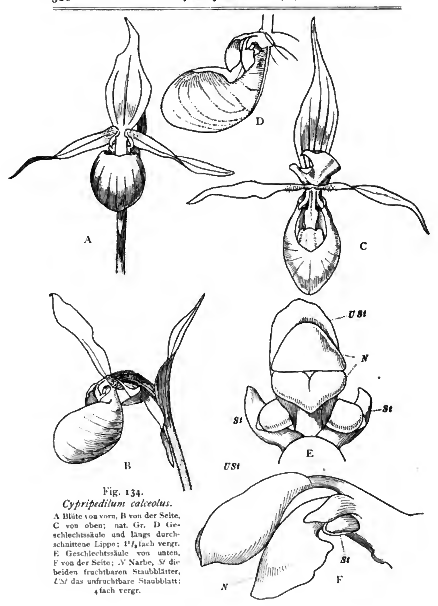


Fig. 134.
Cypripedilum calceolus.
A Blüte von vorn, B von der Seite, C von oben; nat. Gr. D Geschlechtssäule und längs durchschnittene Lippe; $1^{1}/_{2}$fach vergr. E Geschlechtssäule von unten, F von der Seite; *N* Narbe, *St* die beiden fruchtbaren Staubblätter, *USt* das unfruchtbare Staubblatt; 4fach vergr.

das auffallendste Organ der Blüte; sie hat die Gestalt eines Holzschuhes, ist gelb gefärbt, ca. 30 mm lang, in der Mitte 16 mm breit und ebenso tief, ihre Wände wölben sich so, daß sie oben eine Öffnung von ca. 18 mm Länge und 8 mm Breite bilden. Die übrigen Blätter der Blütenhülle sind lang und schmal, von purpurbrauner Färbung, das obere des äußeren Kreises steht aufgerichtet über der Lippe und ist etwa 30 mm lang und 14 mm breit, die beiden unteren desselben Kreises sind zu einem einzigen verwachsen, welches unter der Lippe liegt, die beiden seitlichen des inneren Kreises sind am längsten, aber nur 4 mm breit und stehen zu beiden Seiten ab. Die Lippe ist auf ihrem Boden mit „Futterhaaren" ausgekleidet, welche den Besuchern als Nahrungsmittel dargeboten werden und neben der Färbung und dem süßen Duft der Blumen verschiedene Insekten, mit großer Regelmäßigkeit Weibchen von Grabbienen, nämlich *Anthrena albicans*, *A. flavipes* (Taf. I, Fig. 6), *A. nigroaenea*, *A. ovina* und *A. tibialis*, anlocken. Diese gelangen leicht in die Lippe, lecken und fressen an den Futterhaaren, mühen sich dann aber längere Zeit vergeblich ab, die übergewölbten Wände der Lippe zu ersteigen und erzwingen sich endlich an deren Basis einen Ausgang, dort wo die Geschlechtssäule den hinteren Teil der Lippenöffnung verdeckt. Die Geschlechtssäule hat beim Frauenschuh einen von allen sonst bei uns vorkommenden *Orchideen* abweichenden Bau, indem hier 2 fruchtbare Staubblätter ausgebildet sind und ein drittes zu einem schuppenförmigen Staminodium umgeformt ist. Infolgedessen teilt sich das wagerecht über dem Grunde der Lippe stehende Gynostemium in 4 Äste, von denen 2, nämlich das Staminodium und die darunter liegende Narbe, in der Mitte übereinander, die beiden andern, nämlich die Antheren, rechts und links davon stehen. Das oberseits rot gefleckte Staminodium ist so über die Mitte des Lippengrundes gestellt, daß rechts und links von ihm zwei kleine Öffnungen liegen, eben die, deren eine die eingeschlossenen Insekten erreichen müssen, um die Lippe wieder verlassen zu können. Sie kriechen dabei unter der

Narbe hin, streifen, indem sie sich durch die enge Öffnung zwängen, mit einer Schulter den frei liegenden, zäh schmierigen Pollen einer Anthere und nehmen einen Teil davon mit. Besuchen sie dann eine zweite Blüte, so setzen sie beim wiederholten Herauskriechen aus der Lippe an der rauhen, nach unten gerichteten Narbenfläche den mitgebrachten Pollen ab und beschmieren sich mit einem neuen Vorrat von solchem. Kleinere Bienen und Fliegen, welche zu groß sind, um ohne weiteres aus einem der beiden Ausgänge herauszukommen, und zu schwach, um sich gewaltsam durchzuzwängen, müssen in der Regel in der Lippe verhungern; kleine Blumenkäfer bleiben bisweilen an dem schmierigen Pollen kleben und gehen dort zugrunde. Also nur die ihre Befruchtung vermittelnden Insekten entläßt die mörderische Blume ohne Schaden aus ihrer Falle!

Verwickelter, aber weniger gefährlich als bei *Cypripedilum* ist die Bestäubungseinrichtung, abenteuerlicher der ganze Blütenbau bei einigen tropischen *Orchideen*-Gattungen, von denen als Beispiel die amerikanischen, in unsern Gewächshäusern häufig kultivierten *Stanhopeen* geschildert werden mögen. Bei den mehr als 20 Arten zeigen die großen wächsernen, stark duftenden Blüten viel Übereinstimmung in der Form, aber mancherlei Verschiedenheiten in Größe und Färbung; sie sind an den traubigen, abwärts hängenden Blütenständen nach unten gerichtet und von sehr auffallender Gestalt. Bei der in Fig. 135



Fig. 135. *Stanhopea tigrina.* A

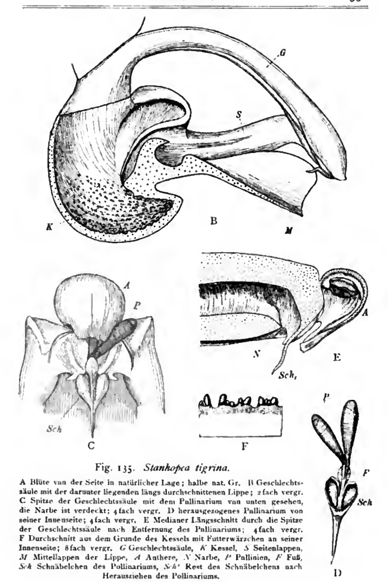


Fig. 135. *Stanhopea tigrina.*

A Blüte von der Seite in natürlicher Lage; halbe nat. Gr. B Geschlechtssäule mit der darunter liegenden längs durchschnittenen Lippe; 2fach vergr. C Spitze der Geschlechtssäule mit dem Pollinarium von unten gesehen, die Narbe ist verdeckt; 4fach vergr. D herausgezogenes Pollinarium von seiner Innenseite; 4fach vergr. E Medianer Längsschnitt durch die Spitze der Geschlechtssäule nach Entfernung des Pollinariums; 4fach vergr. F Durchschnitt aus dem Grunde des Kessels mit Futterwärzchen an seiner Innenseite; 8fach vergr. *G* Geschlechtssäule, *K* Kessel, *S* Seitenlappen, *M* Mittellappen der Lippe, *A* Anthere, *N* Narbe, *P* Pollinien, *F* Fuß, *Sch* Schnäbelchen des Pollinariums, *Sch'* Rest des Schnäbelchens nach Herausziehen des Pollinariums.

abgebildeten *Stanhopea tigrina* ist die Blüte etwa 10 cm hoch und ebenso breit, und auch von der Seite gesehen bietet sie eine 6 cm breite Schaufläche dar. Lippe und Geschlechtssäule sind abwärts gerichtet, die 5 übrigen Blütenblätter nach oben zurückgeschlagen. Die beiden seitlichen äußeren Blütenblätter spreizen sich auseinander, sind unter der Lippe auf etwa 10 mm am Grunde miteinander verwachsen, gegen 7 cm lang, hohl gebogen, in der Mitte 5 cm breit; das mittlere richtet sich aufwärts, ist 6,5 cm lang und 3 cm breit; alle drei sind von hell strohgelber Farbe mit zahlreichen dunkelpurpurnen Flecken. Die beiden seitlichen inneren Blütenblätter schlagen sich vollständig nach hinten, tragen größere schwarzpurpurne Flecke und sind 4,5 cm lang, ungefähr halb so breit. Die dickfleischige, starre Lippe zerfällt in 3 Abschnitte, deren hinterster einen gegen die Geschlechtssäule hin mit weiter Öffnung versehenen „Kessel" bildet; an ihn schließt sich ein kurzes Mittelstück und schließlich ein Endlappen. Der Kessel ist 32 mm tief, in der Mitte 20 mm breit und bis zur Ansatzstelle des Mittelstückes 16 mm lang, aber unter diesem Ansatz noch in eine nach vorn (unten) gerichtete sackartige Verlängerung ausgezogen. Inwendig ist der Kessel an seiner Rückwand schwarzpurpurn gefärbt, nach oben löst sich diese Farbe in einzelne Flecke auf weißlichem Grunde auf, und eine ähnliche Zeichnung zeigt die Vorderwand; im Grunde und auf der ganzen Innenseite des sackartigen Fortsatzes finden sich in undeutliche Längsreihen angeordnete, purpurschwarze Wärzchen auf weißlichem Grunde. Sie bilden nebst der unmittelbar darunter liegenden Gewebeschicht nach den Untersuchungen von Porsch ein zartwandiges, an Nährstoffen reiches „Futtergewebe", welches von Insekten gierig aufgesucht und abgeweidet wird. Das 8 mm lange Mittelstück der Lippe trägt auf beiden Seiten je einen ca. 3 cm langen, in der nächsten Nähe des Endlappens verlaufenden, hornartigen, wachsweißen Fortsatz, der am Grunde purpurn gefleckt ist; der ebenso gefärbte, bei dieser Art unbeweglich mit dem Mittelstück verbundene Endlappen ist rinnig ausgehöhlt, 25 mm

lang, 20 mm breit. Die der Lippe gegenüberstehende, nach außen konvex gekrümmte Geschlechtssäule ist ungefähr 4 cm lang, fast 1 cm breit und 3—4 mm dick; sie hat 2 scharfe Seitenkanten, die gegen die Spitze in schmale Flügel übergehen; ihre Farbe ist wachsweiß mit gegen die Basis immer zahlreicher werdenden dunkelpurpurnen Flecken. An dem vorderen Ende der Geschlechtssäule befindet sich, mit einem schmalen Gelenk eingefügt, die kopfige weiße Anthere, die im Innern 2 lose darin liegende, braungelbe, schlank keulenförmige Pollinien enthält. Deren Stielchen sind an der Innenseite eines kleinen weißen Fußes (Fig. 135 D, bei *F*) befestigt, der seinerseits mit dem herzförmigen, gleichfalls weißen Schnäbelchen (*Sch* in Fig. 135 C u. D) verwachsen ist. Die beiden Lappen des Schnäbelchens umschließen den Klebstoff und gehen in einen spitzen und dünnen, schräg abwärts gerichteten Fortsatz aus. Unter dem Schnäbelchen befindet sich der spaltenförmige, mit Schleim erfüllte Eingang zur Narbe, der sich in eine die Geschlechtssäule oben durchziehende, weiter unten in ein leitendes Gewebe übergehende Höhlung fortsetzt. Als Besucher der *Stanhopea*-Blüten sind an ihrem natürlichen Standort große Immen aus der Gattung *Euglossa* beobachtet worden, und wenn auch die Art und Weise, wie sie die Bestäubung vollziehen, nicht genau festgestellt wurde, so sind doch die von Willis in England mit Hummeln angestellten Versuche und Beobachtungen durchaus hinreichend, um sich von der sonderbaren Rolle, welche die Insekten hier als Bestäuber spielen, eine richtige Vorstellung zu bilden. Die Tiere fliegen durch eine der beiden großen seitlichen Öffnungen zwischen Lippe und Geschlechtssäule in den Kessel, um sich dort an dem Futtergewebe gütlich zu tun; wenn sie ihn wieder verlassen wollen, so können sie das nicht fliegend, weil der Kessel nicht weit genug ist, um den Insekten das Ausbreiten ihrer Flügel zu erlauben. Sie müssen also herauskriechen und gelangen auch, indem sie sich an den Unebenheiten der Innenseite festhalten, bis zum Rande des Kessels; hier ist er aber, ebenso

wie alle übrigen Teile der Lippe von einer solchen Glätte, daß die Tiere unfehlbar den Halt verlieren und in den von Geschlechtssäule, Hörnern und Endlappen der Lippe umgrenzten Raum fallen, der sich nach unten immer mehr verengt und in dem sie, in der Regel mit dem Hinterleibende nach unten, gegen den unter der Spitze der Geschlechtssäule befindlichen Ausgang dieses „Käfigs" herunterrutschen. Willis beschreibt es als spaßhaft anzusehen, wie die aus dem Kessel herauskriechenden Hummeln, ehe sie recht wußten, wie ihnen geschah, unten aus dem Käfig herausbefördert wurden. *Euglossa*-Arten, welche ihren langen Rüssel unter der Körperunterseite tragen, so daß er hinten über das Körperende hervorragt, werden am Ende einer solchen Rutschpartie mit der Rüsselspitze an den spitzen Fortsatz des Schnäbelchens anstoßen müssen; wenn dies geschieht, so löst sich sofort dessen äußerer Teil von einer stehen bleibenden Spitze ab und die klebrige Innenseite des Schnäbelchens heftet sich mit dem ganzen Pollinarium dem Tiere an. Die Übertragung der Pollinien auf die Narbe muß auf demselben Wege erfolgen, kann aber erst nach 12—24 Stunden vor sich gehen, weil die Pollinien so lange brauchen, um sich näher aneinander zu legen, im frischen Zustand aber zu breit sind, um in die schmale Narbenspalte hineingeschoben werden zu können. Durch diese Pause wird zwar Kreuzbestäubung in hohem Maße gesichert, andererseits aber die Gefahr hervorgerufen, daß die Pollinarien von dem Insekt vorzeitig abgestreift oder beschädigt werden. Wenn ein Pollinarium in die Narbenspalte geschoben wird, so bleiben die Pollinien dort kleben, indem ihre Stielchen abreißen.

Eine ebenfalls sehr sonderbare Falle stellt die Blume der nordamerikanischen *Orchidee Calopogon parviflorus* ihren Besuchern; sie ist von Ch. Robertson sehr sorgfältig beobachtet und beschrieben, aber leider nicht abgebildet worden. Bei diesen Blumen ist die gewöhnliche Umkehrung der *Orchideen*-Blüte unterblieben, so daß die Lippe senkrecht nach oben zu stehen kommt, während die Ge-

schlechtssäule nach vorn und etwas nach unten aus der Blüte hervorragt. Die Lippe ist in der Mitte mit einer Längsleiste versehen, die mit keuligen Haaren dicht besetzt ist und den Insekten zum Festhalten dient, wahrscheinlich ihnen wohl aber auch eine Lockspeise darbieten dürfte. Nach der flügelförmigen Basis hin verschmälert sich die Lippe bedeutend und ist dort so leicht drehbar, daß sie durch Auflegen eines geringen Gewichtes oder auch durch die Wirkung des Windes leicht zum Herabsinken auf die Geschlechtssäule gebracht werden kann. Insekten von genügendem Körpergewicht verursachen, wenn sie sich auf die Lippen setzen, diese Bewegung, und zwar sind es neben verschiedenen unwichtigen Besuchern besonders 2 Arten der amerikanischen *Apiden*-Gattung *Augochlora*, welche den Blütenmechanismus am vollkommensten auslösen. Setzt sich eine dieser Immen auf die Innenseite der Lippe, so sinkt sie zugleich mit dieser plötzlich herab und kommt mit dem Rücken auf die obere Fläche der Geschlechtssäule zu liegen, die 2 seitliche, nach oben geschlagene Flügel besitzt und mit ihnen den Insektenkörper so umfaßt, daß er über die Spitze dei Säule herabgleiten muß. Diese Spitze ist mit Klebstoff überzogen, trägt nach oben die Narbe und dicht darunter in einer kleinen Tasche eine 2fächerige Anthere mit zusammen 4 Pollinarien. Beim Gleiten über die Säule beschmiert sich die *Augochlora* auf ihrem Rücken zuerst mit etwas Klebstoff und drückt dann auf die benachbarte Anthere, wodurch deren Pollinarienstiele frei werden und sich der soeben klebrig gewordenen Körperstelle anheften. Dadurch werden die Pollinarien aus der Anthere herausgezogen und auf den Insektenkörper, und zwar stets auf dem ersten Hinterleibsringe, festgekittet. Besucht die Imme eine zweite Blüte, so berührt sie mit der die Pollinarien tragenden Körperstelle, wenn sie wieder die Schlittenpartie auf der Geschlechtssäule macht, die Narbe und läßt hier einen Teil des mitgebrachten Pollens zurück.

Zwar keine eigentliche Falle, wohl aber eine heimtückische Schußwaffe für ihre Besucher halten die in Mittel- und Süd-

amerika einheimischen *Catasetum*-Arten und ihre nächsten Verwandten in Bereitschaft, *Orchideen*, die Darwin bei der Beschreibung ihrer Eigentümlichkeiten die merkwürdigsten der Familie genannt hat. Diese Bezeichnung verdienen sie einmal wegen des Vorkommens scheinzwittriger männlicher und weiblicher Blüten von recht verschiedenem Aussehen, und ferner wegen der bewunderungswürdigen Einrichtung der männlichen Blüten, durch die sie in den Stand gesetzt sind, die Pollinarien auf den Körper der besuchenden

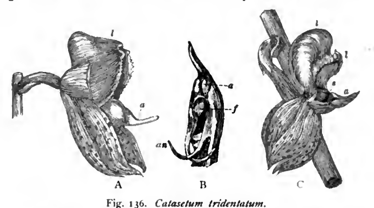


Fig. 136. *Catasetum tridentatum.*

A männliche Blüte von der Seite, zwei äußere Blütenblätter weggeschnitten; nat. Gr. B das Säulchen von oben gesehen, wenig vergr. C weibliche Blüte von der Seite; nat. Gr. *l* Lippe, *a* Anthere, *f* Füßchen, *an* Fühlhörner. Nach Darwin.

Insekten loszuschießen. Bei *Catasetum tridentatum* steht die Lippe hinten in der Blüte nach aufwärts emporgerichtet, sie ist von helmförmiger Gestalt und gelber Farbe (Fig. 136), die Geschlechtssäule wagerecht vorgestreckt. Weder die Lippe, noch irgend ein anderer Blütenteil enthält Nektar, aber als Ersatz dafür befindet sich auf der Innenseite der Lippe, besonders an der der Säule gegenüberliegenden Wand ein fleischiges Gewebe, welches dazu bestimmt ist, von den Besuchern abgeweidet zu werden und auf langrüsselige Immen aus der Gattung *Euglossa* eine große Anziehung ausübt. Dieses „Futtergewebe“ besteht aus wohlschmeckenden,

an Eiweiß und Fett auffallend reichen Zellen, deren zarte Wände leicht zerreißen und den Besuchern den nahrhaften Inhalt darbieten. An den männlichen Blüten (Fig. 136A) ist der Fruchtknoten kurz und glatt, er enthält zwar Samenanlagen, aber sie sind nicht normal ausgebildet und entwickeln sich niemals zu Samen; die Lippe ist lebhaft dottergelb, mit gezähneltem Rande versehen, die übrigen Blütenblätter sind von spitzer Gestalt und nach vorn gebogen, von grüner Farbe mit dunkelpurpurnen Flecken. Die Geschlechtssäule trägt auf ihrer Oberseite ungefähr in der Mitte eine Vertiefung, die man nach Analogie mit den weiblichen Blüten als Narbenkammer bezeichnen kann, obgleich die in ihrem Hintergrund befindliche Narbenfläche hier in der männlichen Blüte nicht funktionsfähig ist. Die davor liegende Spitze der Säule wird von der mit eigentümlichen Anhängseln versehenen 2fächerigen Anthere eingenommen, welche in jedem Fach ein aus Pollinium, Stielchen und Klebscheibe bestehendes Pollinarium enthält. Die beiden Antherenfächer sind als nebeneinander liegende Anschwellungen kenntlich, darüber hinaus setzt sich die Anthere in ein spitzes hornähnliches Anhängsel fort, seitlich und nach hinten besitzt sie 2 ähnliche, gegeneinander gekrümmte, gegen Berührung reizbare Anhängsel, die durch Längseinrollung häutiger Zipfel entstanden und von Darwin Fühlhörner genannt worden sind. Die beiden in den Antherenfächern liegenden Pollinien sind dem schuppenartig verbreiterten Stielchen, welches wie eine Haut unter den Antherenfächern zutage tritt, an dessen Spitze angeheftet; an seinem nach innen umgebogenen Ende trägt das Stielchen eine große Klebscheibe, die an ihrer Innenseite aus breiiger und klebriger Masse besteht, an der Außenseite jedoch von einer starken Membran überzogen ist, in deren Mitte der Fuß des Stielchens mit einem Gelenk beweglich festsitzt. Die Klebscheibe liegt eingebettet in das vordere Ende der Narbenkammer, das Stielchen, welches die Neigung hat, sich gerade auszustrecken, wird in seiner zusammengebogenen Lage dadurch festgehalten, daß

es an beiden Seiten mit den zur Anthere gehörigen Hautstücken verwachsen ist, die nach hinten in die beiden Fühlhörner ausgehen. Diese liegen gebogen in der helmförmigen Lippe, das (von außen gesehen) rechte etwas höher und mit seinem eingebogenen Ende ungefähr in der Mitte, das linke tiefer unten und über dem Grunde der Lippe. Etwa 24 Stunden nach dem Aufgehen gibt die männliche Blüte einen eigentümlichen Geruch von sich, der offenbar die obengenannten Immen anlockt, und zu derselben Zeit erreicht die Reizbarkeit der Fühlhörner ihren höchsten Grad; sie ist an der Spitze am größten und wird hier durch „Fühlpapillen" vermittelt, die auf den Epidermiszellen der Außenseite stehen. Die *Euglossen* lassen sich auf der Lippe nieder und wenden, indem sie das Futtergewebe abnagen, der Geschlechtssäule ihren Rücken zu; dabei müssen sie eins der beiden Fühlhörner an der Spitze berühren, und wenn dies geschieht, so zerreißt augenblicklich die das Stielchen des Pollinariums zurückhaltende Haut, das bis jetzt wie eine Sprungfeder zusammengebogene Pollinarium streckt sich mit solcher Energie gerade, daß es mit der schweren Klebscheibe voran aus der Anthere herausfliegt und sich mitten auf den Rücken des Bruststückes der Imme heftet. Hier legt sich das Stielchen nach hinten auf den Rücken und die Flügel des Besuchers, um in einer weiblichen Blüte gegen die Narbe gedrückt zu werden. Die weibliche Blüte öffnet sich bereits in einem verhältnismäßig jungen Zustande und ist von der männlichen so auffallend verschieden (Fig. 136 B), daß sie früher von den Systematikern als Repräsentant einer eigenen Gattung angesehen und unter dem Namen *Monachanthus viridis* beschrieben wurde. Die Lippe ist an den Seiten viel weniger tief und am Eingange gekerbt, die übrigen Blumenblätter sind nach hinten zurückgebogen und nicht so stark gefleckt, wie bei der männlichen Blüte. Der Fruchtknoten ist länger, an seinem Grunde dicker und außen deutlicher gefurcht. Die Geschlechtssäule ist viel kürzer, die Anthere kleiner, der Pollen verkümmert, Stielchen und Klebscheibe fehlen, und da es hier keine Polli-

narien auszuwerfen gibt, so sind auch die Fühlhörner, durch deren Vermittlung in den männlichen Blüten das Geschoß freigemacht wird, in den weiblichen nicht ausgebildet. Statt einer großen Narbenkammer ist dicht unter der Anthere ein enger Querspalt vorhanden, der mit klebriger Substanz angefüllt ist und als Narbenfläche die von den Insekten herbeigebrachte Pollenmasse aufnimmt. Denn wenn die *Euglossa* in die Lippe einer weiblichen Blüte eindringt, so fällt das Pollinarium wegen des am Fuß des Stielchens vorhandenen Gelenkes durch sein eigenes Gewicht mit der Pollenmasse auf die Vorderseite der Geschlechtssäule herab. Sobald das Insekt rückwärts aus der Blume herauskriecht, werden die Pollinien vom oberen Rande der Narbenhöhle ergriffen und bleiben im ganzen oder teilweise auf der Narbe hängen.

Als Gegensatz zu diesen raffinierten Bestäubungseinrichtungen mag die Tatsache hier Erwähnung finden, daß es unter den *Orchideen* auch solche Arten gibt, deren Blüten zur Einfachheit zurückgekehrt sind und sich durch regelmäßige spontane Autogamie befruchten, wie das unter den einheimischen bei *Ophrys apifera* und *Cephalanthera grandiflora* durch Herabsinken der Pollinien auf die Narbe erreicht wird, und daß bei einigen ausländischen Gattungen kleistogame und fruchtbare Blüten neben den chasmogamen gebildet werden.

2. WESPENBLUMEN (Hw).

Im Verhältnis zu den äußerst zahlreichen Immenblumen sind solche, die besondere Anpassungen an die Bestäubung durch Wespen erkennen lassen, nicht häufig, was offenbar damit im Zusammenhang steht, daß die Wespen, soweit sie im entwickelten Zustande der Blumennahrung nachgehen, meistens nur kurze Saugwerkzeuge besitzen und deshalb beim Blumenbesuch mit den zahlreichen allotropen Insekten verschiedener Ordnungen in Konkurrenz treten müssen. Als wirksame Bestäuber kommen die Grabwespen und Faltenwespen, in vereinzelten Fällen Schlupfwespen und Gall-

wespen in Betracht, und die ihnen angepaßten Blumen zeigen entsprechend der verschiedenartigen Körperausrüstung jener Insekten so viele Unterschiede, daß wir sie am zweckmäßigsten an einzelnen Beispielen näher betrachten.

Eine der seltenen Schlupfwespenblumen gehört der soeben erst erwähnten Familie der *Orchideen* an: es ist das bei uns auf schattigen, grasigen Plätzen verbreitete, wegen seiner unscheinbaren Blumen oft aber übersehene Zweiblatt (*Listera ovata*, Fig. 137). Seine in eine reichblütige Ähre gestellten Blüten sind nur etwa 7 mm lang, von grünlichgelber Farbe und duftlos; obwohl der an ihnen abgesonderte Nektar nicht sehr reichlich ist, werden sie doch von Schlupfwespen mit großem Eifer ausgebeutet, gelegentlich auch von andern *Hymenopteren*, Fliegen und Käfern besucht. Denn obgleich sie sich nicht ohne Insektenhilfe befruchten können, pflegen sie sehr reichlich Samen und Früchte auszubilden; so fand ich z. B. (in der Umgebung von Tegernsee) bei der Untersuchung zahlreicher Fruchtstände durchschnittlich $86\frac{2}{3}$ % Kapseln von den Blüten produziert. Die schmale, 2zipfelige Lippe ist vor ihrer Basis scharf nach unten geschlagen, die 5 übrigen Blütenblätter neigen zum Schutz der Geschlechtssäule über dieser zusammen. In der Mitte der Lippe zieht sich eine Nektar ausscheidende Längsrinne bis gegen den Grund hinauf, und die kleinen, am Ende der Unterlippe anfliegenden Insekten lecken die Nektartröpfchen auf, indem sie bis zum oberen Ende der Rinne fortschreiten. Wenn sie dort Halt machen und, im Begriff die Blüte zu verlassen, den Kopf erheben, so werden sie in jüngeren Blüten mit Pollinarien beklebt und setzen mitgebrachten Pollen in älteren Blüten auf der Narbe ab. Dies wird durch folgenden

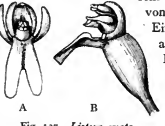


Fig. 137. *Listera ovata.*
A Blüte von vorn, 4fach vergr.; B Geschlechtssäule auf dem Fruchtknoten von der Seite, 8fach vergr.

Bau der Geschlechtssäule erreicht. Sie sieht kopfig aus und trägt an ihrer vorderen Seite zu unterst eine anfänglich schwach klebrige Narbenfläche, dicht darüber eine schuppenförmige Klebdrüse, über dieser die 2fächerige Anthere, die noch von einem kappenartigen Fortsatz der Säule überragt wird. Die Antherenfächer öffnen sich schon vor dem Aufgehen der Blüte an ihrer Unterseite und lassen 2 nochmals geteilte Pollinien austreten, die sich auf die darunter stehende Klebdrüse legen und aus ziemlich lose zusammenhängenden Pollenmassen bestehen. Die Spitze der etwas über die Narbe herabgebogenen Klebdrüse ist äußerst reizbar und läßt bei der zartesten Berührung sofort 2 Tröpfchen eines milchigen Schleimes austreten, der rasch erhärtet und die Enden der beiden Pollinien überzieht. Diese Spitze der Klebdrüse steht in einer jungfräulichen Blüte unmittelbar über dem Ende der Nektarrinne, so daß ein bis hierher gelangtes Insekt mit dem Kopf daran anstoßen, den Schleimaustritt veranlassen und sich mit den Pollinien behaften muß. Nachdem das Tier die Blüte und in der Regel den ganzen Blütenstand verlassen hat, um sich sogleich auf einen anderen zu begeben, krümmt sich die Klebdrüse nach ihrer Entladung so weit nach vorn und unten über die Narbe, bis sie rechtwinklig zu dieser steht und sie zunächst vor Berührung schützt; allmählich aber bewegt sie sich bis in eine fast aufrechte Stellung zurück und macht den Weg zu der inzwischen stärker klebrig gewordenen Narbe frei, so daß die am Kopfe der Besucher haltenden Pollinien darauf verrieben werden können.

Mehrere fast nur von Faltenwespen (Taf. I, Fig. 11) besuchte und von ihnen bestäubte Blumen stimmen in der trüben, oft bräunlichen Färbung, sowie darin überein, daß der Nektarbehälter bauchig erweitert ist und der Nektar reichlich und in einer den Wespen leicht zugänglichen Weise abgesondert wird. Ein Beispiel einer solchen Wespenblume finden wir wiederum unter den einheimischen *Orchideen* in der breitblättrigen Sumpfwurz (*Epipactis latifolia*, Fig. 138), die nicht selten

in unseren Wäldern wächst und im Hochsommer blüht. Die Blumen stehen in einer ansehnlichen Ähre, ihre grünlichen, braunrot überlaufenen Blütenblätter breiten sich glockig auseinander, die unten stehende, vorgestreckte Lippe ist rötlichviolett gefärbt. Sie zeigt einen vorderen, herabgeschlagenen, herzförmigen, mit Längswülsten be-

Fig. 138. *Epipactis latifolia.*

A Blüte von vorn, B von der Seite nach Wegnahme der zwei vorderen Blütenblätter; 3fach vergr. C die Lippe mit Nektartröpfchen, längs durchschnitten; 4fach vergr. D Geschlechtssäule nach Entfernung der leeren Antherenfächer bei *x*, E dieselbe von unten; 12 fach vergr. *N* Narbe, *A* Anthere, *P* Pollinien, *Sch* Schnäbelchen (Klebdrüse).

setzten Teil, und einen hinteren, schüsselförmig vertieften, auf dessen Innenfläche reichliche Nektartröpfchen ausgeschieden werden. An der Geschlechtssäule wird der oberste Teil von der nach unten mit 2 Längsrissen geöffneten Anthere gebildet, in der die beiden ungestielten Pollinien mit ihrer Spitze

gerade über der kopfig hervortretenden Klebdrüse liegen. Diese besteht aus einer elastischen Kappe, die außen mit Klebstoff überzogen ist und sowohl vorwärts wie rückwärts bewegt und abgehoben werden kann. Unterhalb der Klebdrüse befindet sich die 2lappige klebrige Narbe. Die an den Blumen sich einfindenden Insekten, fast ausschließlich *Vespa*-Arten, begeben sich auf die Lippe, lecken den Nektar

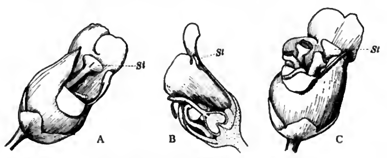


Fig. 139. *Scrophularia nodosa.*
A u. B junge Blüte im weiblichen Zustand von vorn und längs durchschnitten; C ältere Blüte im männlichen Zustand; *St* Staminodium. 4fach vergr.

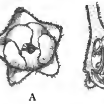
auf und stoßen endlich mit Kopf oder Rücken an die Klebdrüse an; sie entfernen dieselbe und die daran sich befestigenden Pollinien von ihrer Stelle, um in der nachher besuchten Blüte die zerbröckelnden Pollenmassen auf der Narbe abzusetzen.

Zu den ausgeprägtesten Wespenblumen gehören alle in den verschiedensten Gegenden darauf untersuchten Arten der Gattung *Scrophularia*, die auch in der sehr deutlichen Protogynie miteinander übereinstimmen. Die bei uns häufige *S. nodosa*, die gemeine Braunwurz (Fig. 139), hat braungrüne Blumen von etwa 10 mm Länge und 5 mm Breite, die zu großen reichblütigen Rispen zusammengestellt sind und eifrig von Wespen besucht, natürlich aber auch von Honigbienen, Hummeln und anderen Immen ausgebeutet werden. Jede Blume stellt ein in dem kurzen Kelch schräg aufgerichtetes Glöckchen dar, dessen viereckiger Eingang von einem abwärts gebogenen, 2 seitlich vorgestreckten und 2 aufwärts

gerichteten Kronzipfeln umgeben und ebenso wie der obere Teil des Innern dunkelbraun gefärbt ist. Im Blütengrunde steht der Fruchtknoten auf einem ringförmigen Wulst, der besonders auf seiner hinteren Seite große Nektartropfen absondert; von der Fruchtknotenspitze entspringt ein fadenförmiger Griffel, der sich mit seinem narbentragenden Ende beim Aufgehen der Blume in den Blüteneingang mitten auf den unteren Kronzipfel legt und die Narbe den Besuchern entgegenstreckt. Die Antheren der 4 Staubblätter sind jetzt noch geschlossen und beginnen erst ungefähr 2 Tage nach dem Aufblühen sich zu öffnen; die Staubblätter sind unten und seitlich in der Krone eingefügt, die Filamente zuerst an der Spitze so nach hinten und unten umgebogen, daß die Antheren im Blütengrund verborgen liegen. Wenn die Narbe durch besuchende Insekten befruchtet ist, biegt sich die welkende Griffelspitze auf dem Kronzipfel scharf nach unten aus dem Blüteneingang, die Staubfäden strecken sich nacheinander gerade und lassen die an der Oberseite aufspringenden gelben Antheren im Blüteneingang erscheinen. In diesem männlichen Zustand bleibt die Blume ebenfalls ungefähr 2 Tage. Hinten in der Blüte steht noch ein fünftes Staubblatt, welches aber unfruchtbar und zu einem dunkelbraunen Blättchen umgewandelt ist; es schmiegt sich der Innenwand der Krone an und scheint die Bedeutung zu haben, die Insekten zum Einführen des Rüssels in der Mitte der Blüte zu veranlassen; bisweilen zeigt es Übergänge in ein normales Staubblatt. Die anfliegenden Insekten klammern sich mit allen Beinen an der Außenseite der Blume an, stecken den Kopf in den Blüteneingang, streifen dabei mit ihrer Unterseite in jungen Blüten die Narbe, in älteren den Pollen und vollziehen Fremdbestäubung. Bei Mangel an Insektenbesuch bleibt die unbestäubte Narbe so lange frisch, bis die geöffneten Antheren über ihr erscheinen, und nun kann spontane Selbstbestäubung durch abbröckelnden Pollen stattfinden.

Mit *Scrophularia* gemeinsam hat die Bergung des reichlichen und leicht zugänglichen Nektars in einem bauchigen

Behälter die *Rosaceen*-Gattung *Cotoneaster* (Steinmispel), von der 2 in Deutschland zerstreut auf Felsen wachsende, strauchige Arten als Wespenblumen angesehen werden. Die seltenere von beiden in ihrer Blüteneinrichtung sehr übereinstimmenden ist *C. tomentosa* (Fig. 140). Ihre unscheinbaren Blüten stehen in armblütigen Trauben und hängen nach unten; ihr grüner, außen filzig behaarter, inwendig gelblich gefärbter und Nektar absondernder Kelch trägt eingefügt zwischen seinen 5 Zipfeln die rötlichweißen Kronblätter, welche so zusammenneigen, daß sie eine halbkugelige Decke von 4 mm Durchmesser über dem Nektarbehälter bilden, die am Scheitel einen Eingang von etwa 1 mm Durchmesser besitzt. Die Geschlechtsorgane sind gleichzeitig entwickelt, die Staubblätter so nach innen gebogen, daß ihre Antheren hinter den Blüteneingang zu stehen kommen und sich in unmittelbarer Nachbarschaft der auf der Spitze der fadenförmigen Griffel erscheinenden Narben befinden. Somit ist spontane Autogamie unvermeidlich, bei eintretendem Insektenbesuche wird aber auch Fremdbestäubung stattfinden. Die normalen Besucher der Blüten sind bei dieser Art nicht bekannt, die sehr ähnliche *C. integerrima* wird in den Alpen ausschließlich von der Feldwespe *Polistes biglumis* (vgl. Taf. I, Fig. 12) besucht, der die Form und Größe ihrer Blumen gerade entspricht, anderwärts auch von anderen Wespen, sonstigen Hautflüglern, einzelnen Fliegen und Käfern.



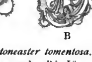
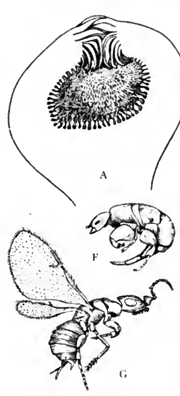


Fig. 140. *Cotoneaster tomentosa.* A Blüte von unten gesehen, B im Längsschnitt; 4fach vergr.

Höchst merkwürdige und sehr weitgehende gegenseitige Anpassungen zeigen gewisse Gallwespen und die Blüten der über 600 Arten zählenden, in warmen und heißen Ländern der alten und neuen Welt einheimischen Gattung *Ficus*. Ihr am weitesten aus Asien nach Westen vorgedrungener Vertreter ist der in Südeuropa und dem Orient überall als

Fruchtbaum gezogene Feigenbaum (*F. carica*), dessen wie kleine Früchte aussehende, aus den Zweigen hervorbrechende



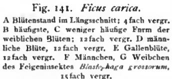


Fig. 141. *Ficus carica.*
A Blütenstand im Längsschnitt; 4fach vergr. B häufigste, C weniger häufige Form der weiblichen Blüten; 12fach vergr. D männliche Blüte, 12fach vergr. E Gallenblüte, 12fach vergr. F Männchen, G Weibchen des Feigeninsektes *Blastophaga grossorum*, 15fach vergr.
D nach Nees, E nach Solms-Laubach, F u. G. nach Mayer.

„Blüten" wie bei allen *Ficus*-Arten eigentlich Blütenstände sind (Fig. 141 A). Sie bestehen aus einer krugförmigen, eine Höhlung umschließenden Blütenachse — derselben, die später das Fleisch der Feige liefert —, die auf ihrer Innenseite dicht mit kleinen Blüten besetzt, am Scheitel mit einer engen Mündung und an dieser mit kleinen Schuppenblättchen versehen ist. Die Einzelblüten sind eingeschlechtig, und ihre Verteilung, die an den Blütenständen desselben Baumes immer die gleiche ist, gestattet die Unterscheidung von zweierlei Formen von

Feigenbäumen, die schon im Altertum wohlbekannt waren: erstens die gewöhnliche kultivierte Feige (griechisch *Erineos*, lateinisch *Ficus*, italienisch *Fico*), und zweitens die wilde Feige (griechisch *Syke*, lateinisch *Caprificus*, italienisch *Profico*). Nur die zahme Feige liefert saftige süße Früchte, der Caprificus dagegen trockene und harte. Aber aus alter Zeit schon stammen Berichte, wonach die zahmen Feigen besser ausreifen oder vor dem vorzeitigen Abfallen geschützt sind, wenn sich ein wilder Feigenbaum in ihrer Nähe befindet; es sollten sich in den wilden Feigen kleine Insekten vorfinden, welche herausschlüpfen, auf die zahmen Feigen übergehen und diese zur Reife und Vollkommenheit bringen sollten. Daher pflegte man in die Nähe der zahmen Feigenbäume einen Caprificus zu pflanzen, oder man hängte abgeschnittene wilde Feigen in die Äste des zahmen Baumes. Dieser schon von Theophrast und nach ihm von Plinius beschriebene Gebrauch war unter dem Namen der Kaprifikation bekannt und hat sich in vielen Gegenden bis zum heutigen Tage erhalten. Er ist allgemein üblich in Griechenland, auf den Griechischen Inseln, auf den Malteser Inseln, Sizilien, im ehemaligen Königreich Neapel, in Nieder-Andalusien, Valencia, Estremadura, Murcia, Algier und Tripolis, Syrien und Kleinasien. Dagegen wird nicht kaprifiziert in Nord- und Mittelitalien, Sardinien, Südtirol, Südfrankreich, Nordspanien und Portugal, Ägypten, auf den Kanaren und Azoren. Was hat es nun mit dieser Kaprifikation auf sich? Und spielen Insekten die ihnen dabei zugeschriebene Rolle? Diese Fragen sind vor nicht gar langer Zeit erst durch die Untersuchungen von Graf Solms und P. Mayer in unzweifelhafter Weise beantwortet worden. So wissen wir jetzt, daß das Feigeninsekt ein kleines *Hymenopter* aus der Abteilung der *Chalcididen* ist, welches den Namen *Blastophaga grossorum* (Fig. 141 F, G) führt; es hat eine Länge von kaum 2 mm, ist pechbraun, an Vorderkopf, Fühlerwurzeln und Beinen rostfarben, seine Fühler sind kurz, die Schenkel stark verdickt, der breit ansitzende Hinterleib eiförmig. Die Weibchen legen ihre Eier

in bestimmte, dafür durch ihre Struktur schon eingerichtete weibliche Blüten der Feige, in ihnen entwickelt sich das Insekt und vollzieht als Gegenleistung die Befruchtung anderer weiblichen Blüten. Entsprechend den 3 jährlichen Generationen des Insekts haben die Feigen 3 mal im Jahr Blütezeit, und diese dreierlei Blütenstände werden (in Italien) mit verschiedenen Namen belegt. Beim wilden Feigenbaum heißen die überwinternden Blütenstände „Mamme", ihnen folgen die im Juni reifenden „Profichi", und vom August bis gegen den Winter reifen die „Mammoni". Alle Blütenstände der wilden Feige enthalten im unteren Teile weibliche Blüten, oben gegen die Öffnung hin eine größere oder geringere Menge von männlichen. Letztere sind kurz gestielt und bestehen aus 2 oder 3 Staubblättern, die am Grunde von einigen kleinen schuppenförmigen Blütenhüllblättern umgeben sind (Fig. 141 D). Die weiblichen Blüten sind bedeutend länger gestielt und enthalten einen kugeligen Fruchtknoten, der an seinem Grunde von sehr kleinen, einer Blütenhülle angehörigen Schüppchen umgeben ist und auf seiner Spitze etwas schief einen fadenförmigen Griffel trägt; dieser ist kurz und mit einer verkümmerten Narbe versehen (Fig. 141 E). Denn diese Blüten sind nicht dazu bestimmt, befruchtet zu werden, sondern vielmehr zur Aufnahme der Eier des Feigeninsektes zu dienen und sich zu einer Galle zu entwickeln; sie werden deshalb auch als Gallenblüten bezeichnet. Die den Winter überdauernden Mamme dienen der *Blastophaga* zur Überwinterung. Im Frühjahr verlassen die Tiere die Blütenstände und dringen in die Profichi ein, wo die Weibchen jede Gallenblüte mit einem Ei belegen; sie schieben dazu ihren Legestachel in den Griffel ein und dieser ist gerade so lang, daß das Ei in die Fruchtknotenhöhle zu liegen kommt, in der es sich unter Verdrängung der Samenanlage weiter entwickeln kann. Dadurch wird die weibliche Blüte zu einer Galle; aus dem Ei schlüpft eine weiße, fußlose Larve aus, die sich später zur Wespe ausbildet. Zuerst erscheinen die flügellosen Männchen, indem sie die Wand der

Galle aufbeißen; die Weibchen werden erst befruchtet und kommen nachher aus, und in demselben Zeitpunkte öffnen sich die männlichen Blüten und entlassen ihren mehligen Pollen. Die *Blastophaga*-Weibchen klettern im Innern der Blütenstände gegen die Öffnung empor, zwängen sich durch die Schüppchen an ihr hindurch und gelangen auf diese Weise ins Freie, nachdem sie sich an den männlichen Blüten über und über mit Pollen beladen haben. In der Regel gebrauchen sie nun ihre Flügel nicht, sondern laufen zu andern Blütenständen und drücken sich, oft unter Beschädigung oder Verlust ihrer Flügel, durch deren Eingang wieder ins Innere hinein. Sie schleppen dabei den Pollen mit sich und bringen ihn entweder auf wilde oder auf zahme Feigen. In den wilden wiederholt sich das geschilderte Spiel: auch hier werden die Gallenblüten angestochen und dienen einer Insektenlarve zur Wohnung und Nahrung, und so ergibt sich schließlich das Verhältnis, daß die wilden Feigen nur ganz ausnahmsweise Samen produzieren, diese Bäume vielmehr, da die weiblichen Blüten durch das Insekt zerstört werden, als rein männliche anzusehen sind. Anders bei dem zahmen Feigenbaum. Auch an ihm unterscheidet man 3 Generationen von Blütenständen, die nach derselben Reihenfolge wie oben „Fiori di fico", „Pedagnuoli" und „Cimarnoli" heißen; aber alle diese besitzen nur weibliche Blüten, die sich von den früher beschriebenen Gallenblüten dadurch unterscheiden, daß ihr Griffel bedeutend länger und ihre Narbe wohlentwickelt ist (Fig. 141 B, C). Die Folge dieser veränderten Struktur ist, daß die echten weiblichen Blüten nicht geeignet sind, ein *Blastophaga*-Ei aufzunehmen, weil der Legestachel des Insektes nicht lang genug ist, um bis in die Fruchtknotenhöhle zu reichen, ein im Griffel sitzen gebliebenes Ei aber aus Mangel an Nahrung zugrunde geht. In den Blütenständen des zahmen Feigenbaumes kann also die *Blastophaga* nichts anderes tun, als mit dem an ihrem Körper haftenden Pollen die Narben weiblicher Blüten zu belegen und sie zu befruchten.

Sehr merkwürdig ist nun, daß viele von den sehr zahlreichen Kultursorten des Feigenbaumes sich in ihrem Ver-

mögen, die Früchte zur Reife zu bringen, von dem so verwickelten Abhängigkeitsverhältnis vom Feigeninsekt frei gemacht haben: sie verzichten nämlich, wie das auch bei andern Obstarten in der Kultur vorkommt, auf die Bestäubung und Befruchtung überhaupt und bringen zwar samenlose, sonst aber vollkommen entwickelte und süße Feigen hervor. Diese „Parthenokarpie" oder „Jungfernfrüchtigkeit" macht es erklärlich, daß, wie oben erwähnt, das uralte Verfahren der Kaprifikation in vielen Gegenden ohne Schaden für den Feigenanbau aufgegeben werden konnte; denn auch die Vermehrung der Feigenbäume erfolgt in der Kultur nicht durch Samen, sondern durch Ableger. Aber gewisse Feigensorten besitzen die Fähigkeit der Parthenokarpie nicht, sondern bedürfen zur Ausbildung der Früchte der Bestäubung durch das Feigeninsekt. So verhält es sich z. B. bei der Smyrnafeige, die man wegen der Vorzüglichkeit ihrer Früchte vor einiger Zeit in Kalifornien einführte, ohne zugleich Caprificus-Exemplare mitzubringen. In 12 Jahren, in denen in San Francisco die aus Smyrna bezogenen Bäume gebaut worden waren, hatten sie nicht eine einzige reife Frucht getragen, obgleich daneben stehende italienische Sorten immer sehr gute Ernten gaben. Bei künstlicher Übertragung von Pollen aus einer Caprificus-Form setzten die Smyrna-Sorten Früchte an, die im Laufe eines Monates zu prachtvollen Feigen heranreiften, und seit dem Jahre 1900 ist die Akklimatisation der *Blastophaga grossorum* in Kalifornien geglückt, so daß man sich von dieser Einführung einen bedeutenden Aufschwung der Feigenkultur in den Südstaaten der Union versprechen darf.

KAPITEL XIII.

DIE FALTERBLUMEN (F).

A. TAGFALTERBLUMEN (Ft).

Die Klasse der Falterblumen zeigt so deutlich ausgeprägte Anpassungen an ihre Bestäuber, daß wenigstens in unserer einheimischen Pflanzenwelt, in der Vogelblütler nicht vertreten sind, sich die Falterblumen schon allein an ihrer Struktur erkennen lassen, auch wenn der tatsächlich stattfindende Insektenbesuch nicht näher festgestellt ist. Ihr sicherstes Kennzeichen ist die sehr tiefe Bergung des Nektars in so engen Röhren oder Behältern mit so engem Zugang, daß seine Ausbeutung nur dem langen und dünnen Schmetterlingsrüssel gelingt, andere weniger langrüsselige Insekten aber von seinem Genuß auf normalem Wege ausgeschlossen sind. Dazu kommt, daß die Falterblumen, entsprechend dem sehr ausgebildeten Geruchssinn der Schmetterlinge, in der Regel würzige Düfte entbinden und durch lebhafte, häufig rote Färbung dem ausgesprochenen Farbensinn dieser Insekten entgegenkommen. Die Beobachtungen über den Insektenbesuch, der den hierher gerechneten Blumen in verschiedenen Gegenden zuteil wird, haben ergeben, daß z. B. in den schmetterlingsreichen Alpen von allen den Falterblumen abgestatteten Insektenbesuchen 76,6 Prozent von Faltern ausgeführt werden, und daß, wenn man nur die am meisten besuchten Falterblumen berücksichtigt, die Zahl der von Schmetterlingen an ihnen ausgeführten Besuche sich auf 86,5 Prozent erhöht.

Nach der Tiefe der Nektarbergung finden sich zwischen den an langrüsselige Immen angepaßten und den Falterblumen zahlreiche und mannigfaltige Übergänge, insofern als der mit engen Zugängen versehene Nektarbehälter noch nicht ausschließlich Faltern reserviert, sondern auch Hummeln u. ä. zugänglich ist; dafür bieten u. a. die Gattungen *Primula*, *Gentiana*, *Alectorolophus*, *Scutellaria*, *Oenothera*, *Silene*, *Matthiola* Beispiele. Und innerhalb naher Verwandtschaftskreise

genügt eine Vertiefung oder Verengung des Nektarhalters, um aus einer Immenblume eine Falterblume zu prägen; dies ist z. B. der Fall an den langröhrigen Blüten von *Trifolium alpestre* gegenüber *T. pratense*, bei *Asperula taurina* und *A. azurea* gegenüber den andern Arten der Gattung, bei *Daphne striata* gegenüber *D. mezereum*, bei *Viola calcarata* mit 13—25 mm langem Sporn gegenüber *V. canina* mit einem Sporn von 10—11 mm Länge. Auch innerhalb der Blumengesellschaften der *Compositen* haben sich durch Verengung der nektarführenden Kronröhre solche Arten ausgebildet, welche den NektarFaltern vorbehalten und vorzugsweise von ihnen besucht werden; so die Gattungen *Eupatorium*, *Adenostyles* und *Homogyne*.

In ihrem ganzen Bau zerfallen die Falterblumen in solche, auf denen die Besucher während des Saugens sich niederlassen und die mit einem Anflugplatz ausgestattet sind, und ferner in eine kleinere Anzahl von solchen, welche von Schwärmern besucht werden, die im Fliegen saugen; an ihnen fehlt eine Landestelle für die Besucher. Nach ihrer Farbe und Zeichnung kann man unter den Falterblumen die beiden Gruppen der Tagfalterblumen (Ft) und der Nachtfalterblumen (Fn) unterscheiden, und diese Gruppierung soll unserer weiteren Darstellung zugrunde gelegt werden.

Die Tagfalterblumen zeichnen sich durch lebhafte, oft brennende Farben aus, unter denen namentlich die rote, die eine Lieblingsfarbe der Schmetterlinge zu sein scheint, häufig ist; sonst kommen noch violette und blaue Blütenfarben vor. In der Regel sind die Blumen mit Saftmalen in Form von Strichen, Punkten oder Flecken verziert.

Unter den *Monokotylen* finden wir Falterblumen in den Familien, die durch ansehnliche Blumen überhaupt ausgezeichnet sind, wie die *Liliaceen*, *Amaryllidaceen*, *Orchidaceen*. Viele Lilien gehören hierher, darunter die bei uns auf Bergwiesen einheimische, auch oft in Gärten gezogene Feuerlilie (*Lilium bulbiferum*, Fig. 142). Ihre in armblütigen Dolden stehenden Blumen gehören mit ihren auf einen Durchmesser von 10 cm sich trichterförmig ausbreitenden, feuerroten und leuchtenden Blütenblättern zu den augenfälligsten unserer Flora

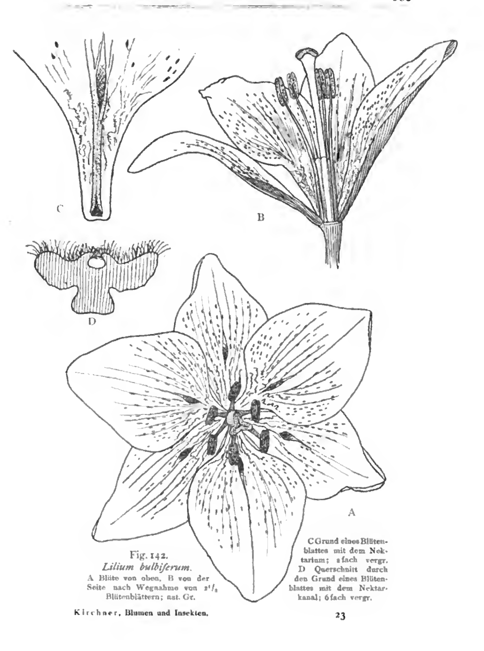


Fig. 142.
Lilium bulbiferum.
A Blüte von oben, B von der Seite nach Wegnahme von $2^{1}/_{2}$ Blütenblättern; nat. Gr.

C Grund eines Blütenblattes mit dem Nektarium; 2fach vergr. D Querschnitt durch den Grund eines Blütenblattes mit dem Nektarkanal; 6fach vergr.

und werden von Perlmutterfaltern (*Argynnis*), Feuerfaltern (*Polyommatus*) und Tagpfauenaugen (*Vanessa Io*) reichlich besucht. Die Blüte richtet sich schräg aufwärts, ihre gleichzeitig geschlechtsreifen Befruchtungsorgane, die 6 Staubblätter und der kräftige Griffel, stehen mitten aus der Blüte derart hervor, daß die Narbe etwas vor die in der Mitte ihres Rückens auf der Filamentspitze befestigten, mit der geöffneten Seite nach außen gekehrten Antheren zu stehen kommt. Die 6 an der Basis röhrig zusammenschließenden, innen mit dunkleren Linien und Punkten gezeichneten Blütenblätter tragen in ihrer unteren Hälfte eine tiefe Längsrinne, deren papillöse Seitenränder sich über ihr so zusammenschließen, daß sie zu einer nur oben mit einem länglichen Eingang geöffneten, am Grunde mit einem Ausgang versehenen Röhre von kaum 1 mm Weite wird. Darin werden Nektartröpfchen ausgeschieden, die sich sammeln und nur einem dünnen Schmetterlingsrüssel erreichbar sind. Setzt Falter auf das unterste Blütenblatt und nähert sich dem sich ein Nektarbehälter, so streift er unvermeidlich zuerst die am weitesten vorstehende Narbe, später die Antheren, und vermittelt Fremdbestäubung, wenn er von einer andern Blüte Pollen mitbringt. Spontane Autogamie infolge gelegentlicher Berührung zwischen Antheren und Narbe ist zwar nicht ausgeschlossen, Versuche haben indessen gezeigt, daß die Feuerlilie in sehr hohem Grade selbststeril ist: sogar die Kreuzung von Stöcken, die durch ungeschlechtliche Vermehrung von derselben Mutterpflanze herstammen, ist von gar keiner Fruchtbarkeit begleitet.

Ebenfalls Tagfalterblumen sind die in Südeuropa und Asien einheimischen, hrer schönen Blüten wegen in unseren Gärten häufig kultivierten Taglilien, *Hemerocallis fulva* mit rotbraunen, und *H. flava* mit gelben Blumen. Bei der letztgenannten Art (Fig. 143) stehen die Blüten am Ende des Stengels in zusammengesetzten Schraubeln und bilden in ihrem unteren Teile durch Verwachsung der 6 Blütenblätter eine über 20 mm lange, enge Röhre, in deren Grund sich der Nektar findet. Die etwa 10 cm langen Blumenblätter breiten sich an der schräg aufwärts gerichteten Blüte mit ihren langen, freien Zipfeln trichterförmig auseinander und biegen sich mit den Spitzen nach außen, so daß

der Durchmesser der vorderen Schaufläche ca 8 cm beträgt; sie zeigen eine leichte Zygomorphie, indem die oberen und seitlichen Abschnitte sich stärker nach außen zurückschlagen als die unteren. Hierzu kommen Krümmungen der 6 am Eingang der Blumenröhre eingefügten Staubfäden und des langen fadenförmigen Griffels, der auf der Spitze des im Blütengrunde stehenden Fruchtknotens entspringt. Die beiden oberen Filamente biegen sich an ihrem Grunde nach unten und außen, an ihrer Spitze aber nach oben; ähnlich, nur weniger nach außen gerichtet sind die Krümmungen der 2 folgenden Staubfäden, und die beiden untersten sind am Grunde nur wenig abwärts, im vorderen Teil aber wie die übrigen empor gerichtet; an dieser Aufwärtskrümmung beteiligt sich auch das Vorderende des Griffels, dessen narbentragende Spitze die Antheren weit überragt. Der im Blütengrunde vorhandene Nektar wird in spaltenförmigen Gängen abgesondert, die sich in dem stielartigen untersten Teil des Fruchtknotens finden und oben in der Gegend nach außen münden, wo die Blütenhülle sich vom Fruchtknoten trennt. Ungefähr eine halbe Stunde vor dem Aufgehen der Blume ragt die belegungsfähige Narbe aus ihr hervor, mit der Ausbreitung der Blütenblätter springen die Antheren auf und bieten den klebrigen Pollen an ihrer nach oben sehenden, von der Narbe abgewandten Seite dar. Einfahrende Schmetterlinge, deren Besuch an den ursprünglichen Standorten der Pflanze übrigens noch nicht beobachtet worden ist, müssen die vorstehende Narbe früher streifen als die Antheren und, sobald sie sich mit Pollen beladen haben, immer Fremdbestäubungen bewirken. Absichtlieh vorgenommene autogame Bestäubung er-



Fig. 143. *Hemerocallis flava.* Blüte im Längsschnitt, nat. Gr.

wies sich in den meisten Fällen als unwirksam, war aber bisweilen von Fruchtbarkeit begleitet; es scheint, daß verschiedene Rassen und vielleicht sogar Individuen der Pflanze in dieser Hinsicht Unterschiede zeigen.

An Falterblumen, und besonders an Tagfalterblumen reich ist unter den *Dikotylen* die Familie der Nelkenblütigen (*Silenaceae*); die Gattungen *Dianthus, Saponaria, Silene, Viscaria, Coronaria, Melandryum, Agrostemma* u. a. enthalten viele rot gefärbte, hierher gehörige Blumen, zugleich auch zahlreiche Beispiele für die Ausbildung von kleineren weiblichen Blüten neben ausgeprägt protandrischen Zwitterblüten in gynodiözischer und gynomonözischer Verteilung, ähnlich wie bei den *Labiaten*. Die den Nektar bergende Blütenröhre wird bei diesen Pflanzen durch einen verwachsenblättrigen Kelch von hohlzylindrischer Gestalt gebildet, der bei den Nelken noch durch einige Paare von Schuppenblättern, den sog. Außenkelch, verstärkt und gegen Hummeleinbruch geschützt ist. Er hält auch die langen stielartigen, aufrecht stehenden Nägel der Kronblätter zusammen, deren Platten sich zu einer wagerechten Scheibe ausbreiten. Bei der Karthäusernelke (*Dianthus carthusianorum*, Fig. 144) sind sie purpurrot und bilden eine Schaufläche von meistens 22—27 mm Durchmesser; sie sind am Außenrande ausgezackt, mit dunklen, in den Blüteneingang weisenden Adern versehen und mit dunkelroten Härchen besetzt. Die nach unten sich anschließende Röhre ist ca. 18 mm lang, innen 2,5 mm weit, aber durch die darin enthaltenen Geschlechtsorgane in so enge Kanäle zerlegt, daß nur ein Schmetterlingsrüssel bis in den Grund vordringen kann, wo sich der Nektar befindet. Dort steht auf einem etwa 2 mm hohen Stiele der Fruchtknoten, der Stiel ist von den untersten, abgegliederten Teilen der Filamente dicht umgeben und diese sondern den Nektar aus. Von den 10 Staubblättern strecken sich beim Aufgehen der Blüte die 5 äußeren so weit, daß ihre violetten Antheren unmittelbar über den Blüteneingang treten, wo sie sich an der nach oben gewendeten Seite mit lila gefärbtem Pollen bedecken. Nach ihrem Abblühen legen sie sich nach

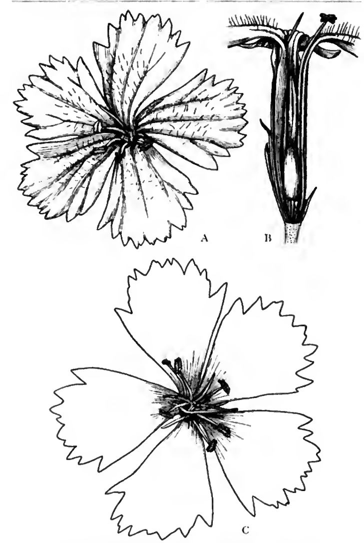


Fig. 143. *Dianthus carthusianorum.*
A junge Blüte im männlichen Zustand von oben; B dieselbe im Längsschnitt; C ältere Blüte im weiblichen Zustand von oben; 3fach vergr.

außen auf die Kronblätter, und es folgen ihnen in derselben Weise die inneren Staubblätter. Wenn auch sie verblüht haben, wachsen die beiden Griffel heran, die bis dahin zusammengelegt in der Blumenröhre verborgen waren, treten aus dem Blüteneingang heraus, breiten sich bogig auseinander und entwickeln auf dem ganzen frei liegenden Ende die Narbenpapillen. Infolge dieser starken Protandrie muß bei Insektenbesuch immer der Pollen jüngerer Blüten auf die Narben von älteren übertragen werden. Die sehr augenfälligen und angenehm duftenden Blumen werden von zahlreichen Tagfaltern, bei Tage fliegenden Schwärmern, wie Taubenschwänzchen (Taf. I, Fig. 13) und *Zygaenen*, und Eulen, wie *Plusia gamma* (Taf. I, Fig. 14), besucht. Die weiblichen Blüten der Karthäusernelke kommen meist auf besonderen weiblichen Stöcken vor, sind kleiner als die zwitterigen und enthalten verkümmerte, aus der Blüte nicht hervortretende Staubblätter mit kleinen, geschlossen bleibenden, gelben Antheren.

Fig. 145. *Phlox divaricata.*

A eben geöffnete Blüte im männlichen Zustand, längs durchschnitten; *Na* die zusammengelegten Narbenäste, *N* der nektarabsondernde den Fruchtknoten umgebende Diskus; B Griffelende mit den drei auseinander gelegten Narbenästen aus einer älteren Blüte; 4fach vergr.

Durch die Kronröhre wird der lange Nektarbehälter bei vielen Falterblumen aus der Abteilung der *Sympetalen* gebildet; so bei der in Nordamerika einheimischen, in mehreren Vertretern in unseren Gärten gezogenen *Polemoniaceen*-Gattung *Phlox*, die lauter protandrische Falterblumen enthält. Bei *Ph. divaricata* (Fig. 145) ist die in einem 10 mm langen, engen Kelch steckende Kronröhre 14—16 mm lang,

etwas gebogen, am Eingang 3 mm weit, nach unten aber allmählich bis auf 1 mm Durchmesser verengt; der 5lappige blaue Saum breitet sich flach aus und hat einen Durchmesser von ca. 20 mm. Die 5 Staubblätter sind von verschiedener Länge und der Kronröhre in verschiedenen Höhen angewachsen, so daß von den großen, gelben, mit Längsspalten sich öffnenden Antheren einige im Blüteneingang, die anderen tiefer in der Röhre stehen. Der oberständige Fruchtknoten ist an seinem Grunde von einem wallartigen Nektarium umgeben und geht auf seinem Scheitel in einen langen fadenförmigen Griffel über, dessen Ende hinter den obersten Antheren in der Kronröhre eingeschlossen bleibt. Es spaltet sich in 3 Narbenschenkel, diese liegen aber in jungen Blüten, in denen die Antheren sich sogleich geöffnet haben, geschlossen aneinander, um sich erst später, indessen noch ehe die Antheren ganz verwelkt sind, auseinanderzubreiten und die an ihren Innenseiten liegenden Narbenflächen zu entfalten. Als Besucher der Blumen wurden in Nordamerika 9 Tagfalter und 2 Schwärmer, außerdem auch 4 langrüsselige Immen beobachtet; sie vollziehen in älteren Blumen, also nachdem sie sich in jüngeren bereits mit Pollen beladen haben, sowohl Fremdbestäubung wie auch wegen der gegenseitigen Lage der Geschlechtsorgane Autogamie.

Eine in vieler Hinsicht ähnliche Konstruktion zeigen die aufrecht stehenden, homogamen Blumen der zur Sektion *Cyclostigma* gehörenden *Gentiana*-Arten, deren bekanntester Vertreter der Frühlings-Enzian (*G. verna*, Fig. 146) ist. Die brennend blauen Blumen werden dadurch noch augenfälliger, daß sie an den rasenförmig wachsenden Pflanzen in größerer Zahl auf kurzen einblütigen Stengeln nebeneinander stehen. In dem grünen röhrigen 5zipfeligen Kelch befindet sich eine hohlzylindrische, außen kantige Kronröhre von 20—23 mm Länge, die in der Mitte 3, am Eingang nur 2 mm weit ist und im Grunde den von einer an der Basis des Fruchtknotens belegnen Anschwellung ausgesonderten Nektar enthält. Oben trennt sich die Krone in 5 tiefblaue Zipfel

von 8—9 mm Länge, die sich flach auseinanderbreiten; zwischen ihnen stehen zweispaltige, mit einer Längsfalte versehene, viel kürzere, in der Falte weiß gefärbte Zipfel, welche eine Ausweitung des oberen Teiles der Kronröhre gestatten. Diese Krone besitzt die Fähigkeit, durch Aufrichtung ihrer Zipfel und spiralige Drehung ihrer Kanten sich wiederholt zu schließen und tut dies zum Schutz der Geschlechtsorgane und des Nektars bei Nacht und bei

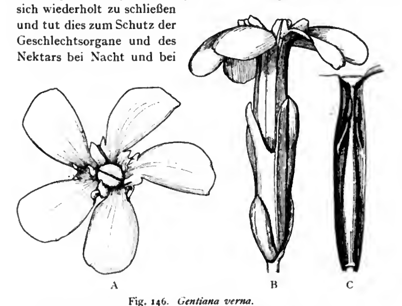


Fig. 146. *Gentiana verna.*
A Blüte von oben, B von der Seite, C Blütenröhre im Längsschnitt; 3fach vergr.

ungünstiger, besonders kühler Witterung. Der Eingang in die Kronröhre wird durch die Narbe geschlossen, deren 2 halbkreisförmige Lappen sich so aneinander legen, daß sie eine weiße, am Rande leicht gefranste Scheibe bilden. Etwa 2 mm unter ihr findet man die 5 Staubbeutel, welche auf den kurzen freien Enden der im übrigen mit der Kronröhre verwachsenen Filamente aufrecht dicht um den Griffel stehen, an ihrer Außenseite aufspringen, sich aber ringsum mit Pollen bedecken. Die Blumen erhalten reichlichen Besuch von

verschiedenen Schmetterlingen, werden aber hauptsächlich durch das Taubenschwänzchen (*Macroglossa stellatarum*, Taf. I, Fig. 13) befruchtet, welches in wenigen Minuten Hunderte von Blüten auszubeuten und zu bestäuben imstande ist, während kurzrüsseligere Schmetterlinge den Nektar nicht erreichen, aber doch bei ihren vergeblichen Saugversuchen Bestäubungen vollziehen können. Die Falter vermögen ihren Rüssel leicht zwischen dem Rande der Narbe und den ausstülpbaren Faltenzipfeln einzuführen und bewirken dabei, indem sie die Narbe eher berühren als die Antheren, Allogamie; beim Zurückziehen des mit Pollen behafteten Rüssels streifen sie aber wiederum den Narbenrand und vollziehen also auch Selbstbestäubung, die auf spontanem Wege nicht stattfinden kann und bei dem reichlichen Insektenbesuch auch überflüssig ist.

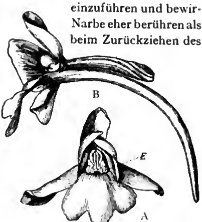


Fig. 147. *Gymnadenia conopea.*
A Blüte von vorn, B von der Seite nach Wegnahme von zwei Blütenblättern; *E* Eingang zum Sporn; 4fach vergr.

Bildete an den zuletzt geschilderten Blumen die ganze Blüte in ihrem unteren Teile einen langen und engen Nektarbehälter, so begegnen uns an anderen Falterblumen die uns schon bekannten Anhangsgebilde der Blütenhülle, die Sporne, in einer solchen Weise vertieft und verengt, daß der in ihnen enthaltene Nektar nur einem Schmetterlingsrüssel zugänglich bleibt. Das ist der Fall bei einigen langspornigen *Viola*-Arten und *Orchideen*, wie den Tagfalterblumen *Anacamptis pyramidalis* und *Gymnadenia conopea*. Die zuletzt genannte Art wächst bei uns auf Bergwiesen und ist durch einen würzigen Wohlgeruch ihrer Blüten ausgezeichnet, die in großer Anzahl zu einer sehr augenfälligen Ähre zusammengestellt sind. Die Blüten (Fig. 147) sind

heller oder dunkler rot gezeichnet, aber nicht sehr groß. Drei obere Blütenblätter neigen über der Geschlechtssäule zusammen, 2 seitliche stehen nach den Seiten ab, die nach unten gewendete 3zipfelige Lippe ist 4 mm breit und eben so lang; sie trägt in der Mitte der Basis den 13—14 mm langen, gebogenen Sporn, dessen rundlicher Eingang weniger als ½ mm weit, und der an seinem Ende mit Nektar angefüllt ist. Über dem Sporneingang steht die Geschlechtssäule, deren Bau ähnlich wie bei *Orchis* ist. Nur sind hier am Grunde der beiden Pollinarien 2 gesonderte und nackte Klebscheiben vorhanden, welche unmittelbar über dem Eingang zum Sporne stehen und deshalb von einem in diesen eingeführten Schmetterlingsrüssel unfehlbar berührt werden müssen; rechts und links davon befinden sich, ebenfalls dicht neben dem Sporneingang, 2 vorstehende, klebrige Narbenflächen. Nachdem die Schmetterlinge — H. Müller beobachtete in den Alpen 20 Tagschmetterlinge, 4 Tagschwärmer, 1 Eule, einige Kleinschmetterlinge, ferner ein paar für die Blume nutzlose Käfer und eine Imme als Besucher der Blumen — an jungfräulichen Blüten sich die Pollinarien am Rüssel aufgeladen haben, machen deren Stiele eine nach vorn gerichtete und etwas divergierende Bewegung, wodurch sie eine solche Stellung einnehmen, daß sie bei später besuchten Blüten genau auf die Narbenflächen treffen.

Eine eigentümliche Trennung von Kronröhre und Sporn finden wir bei der zu den *Valerianaceen* gehörigen Spornblume (*Centranthus ruber*), die in der Mittelmeerflora einheimisch bis nach Südtirol vordringt und z. B. am Gardasee mit ihren reichlichen pfirsichblütroten Blütenständen eine Zierde steiniger und felsiger Hänge bildet. Die Blumen (Fig. 148) haben einen unterständigen Fruchtknoten, auf dessen Spitze innerhalb eines bis zur Unkenntlichkeit verkümmerten Kelchrandes die rote Krone sitzt. Sie besteht aus einer 10 mm langen, etwa 1 mm weiten Röhre und einem Saum, der sich oben mit 5 ungleichen Zipfeln wagerecht auf einen Durchmesser von 6—8 mm ausbreitet; unten setzt sich die Kronröhre

dicht über ihrer Basis auf der unteren Seite nach hinten in einen 5 mm langen, ½ mm dicken Sporn fort, der unten bis über die Hälfte mit Nektar angefüllt ist. Vom Gipfel des Fruchtknotens steigt ein fadenförmiger Griffel von solcher Länge auf, daß sein Ende aus der Kronröhre hervortritt und schließlich etwa 5 mm weit aus der Blume herausragt; er wird in seiner Lage an der Oberseite der Krone dadurch festgehalten, daß im Innern der Röhre von der Ansatzstelle des Spornes bis zum Blüteneingang eine zarte Längswand ausgespannt ist, welche die Röhre in 2 nebeneinander verlaufende Abteilungen zerlegt: die vom Fruchtknoten aufsteigende ist innen glatt und so eng, daß der Griffel eben gerade darin Platz findet, die in dem Sporn endigende ist inwendig mit weichen, abwärts gerichteten Haaren ausgekleidet und dient dem Schmetterlingsrüssel zur Führung. Die Besucher, verschiedene Tagfalter, *Zygaenen* und das Taubenschwänzchen, saugen teils sitzend, teils schwebend den Nektar und kommen dabei mit den Geschlechtsorganen in solcher Weise in Berührung, daß sie in den stark protandrischen Blüten immer Allogamie bewirken. Das einzige in der Blüte vorhandene Staubblatt, welches oben in der Kronröhre neben der Scheidewand eingefügt ist, streckt sich, sobald die Blume aufgegangen ist, etwa 3 mm weit aus

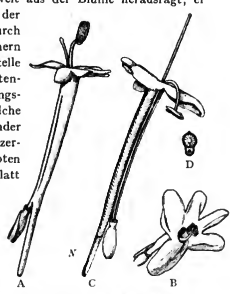


Fig. 148. *Centranthus ruber.*
A u. B junge Blüte im männlichen Zustand von der Seite und von oben; C ältere Blüte im weiblichen Zustand, die Kronröhre längs durchschnitten; *N* Nektar im Ende des Spornes; D Querschnitt der Kronröhre mit ihren beiden Abteilungen, in deren engerer der Griffel liegt; 4fach vergr.

dem Eingang und stellt seine mit Pollen ringsum bedeckte Anthere einem einfahrenden Schmetterlingsrüssel in den Weg, dann krümmt sich das Filament mit der entleerten Anthere über den Blütensaum nach unten, und der Griffel, der bisher bei Seite gebogen und narbenlos war, verlängert sich, streckt sich gerade und entwickelt an seiner Spitze eine kleine Narbe, die nun von einem in die Blumenröhre eingeführten Insektenrüssel berührt und bestäubt werden muß.

Die Enge des Zuganges zum Nektarbehälter deutet, obwohl bestimmte Beobachtungen darüber nicht vorliegen, auch bei den Blüten verschiedener *Proteaceen* auf Bestäubung durch Tagfalter, während für andere Honigvögel als Befruchter in Betracht kommen. Als Beispiel einer wahrscheinlich falterblütigen *Proteacee* sei die durch ihre Blüteneinrichtung sehr merkwürdige australische Gattung *Grevillea* erwähnt, von der im botanischen Garten von La Mortola mehrere Arten neben verschiedenen andern *Proteaceen* im Freien kultiviert werden. Bei *G. Thelemanniana* (Fig. 149) stehen die roten Blüten in reichblütigen und darum recht ansehnlichen Trauben dicht beisammen, die 6—8 cm lang sind und sich abwärts hängen. Die einfache, aus 4 Blättern bestehende Blütenhülle ist oben gekrümmt, unten zu einem krugförmigen Behältnis verwachsen, von roter Farbe, etwa 8 mm lang. Im Blütengrunde steht auf einem 2 mm langen Stiel ein kleiner, in einen langen und kräftigen Griffel ausgehender Fruchtknoten und vor dem Stiel eine Drüse, welche reichlichen, in der vorderen Aus-

Fig. 149.
Grevillea Thelemanniana.

A junge Blüte im Längsschnitt; B ältere, vollständig geöffnete Blüte; *N* Nektardrüse, *F* Fruchtknoten, *A* Antheren, *P* auf der Narbenfläche abgelagerter Pollen; 4 fach vergr.

bauchung der Blütenhülle sich ansammelnden Nektar absondert. Am oberen Ende der 4 Blütenblätter sitzen auf der Innenseite 4 fast filamentlose Antheren, die ihren gelben Pollen schon im Knospenzustand der Blüte austreten lassen und auf einer das Griffelende bildenden Fläche ablagern, die in der Knospe den Antheren unmittelbar anliegt. Der Griffel ist nämlich in der noch nicht ausgewachsenen Knospe entlang dem Rücken der Blütenhülle so zusammengebogen, daß sein verdicktes Ende in die ebenfalls herabgebogene, äußerste Spitze der Knospe zu liegen kommt; während nun Griffel und Fruchtknotenstiel sich verlängern, entsteht zunächst auf dem Rücken der Knospe durch Auseinanderweichen zweier Blütenblätter ein nicht bis zur Spitze reichender Spalt, aus dem der mit seiner Spitze eingeschlossen bleibende Griffel in Form einer Schlinge hervorwächst. Endlich, nachdem auf der Endfläche des Griffels der Pollen abgesetzt worden ist, spaltet sich die Blütenhülle auch an der Spitze in 2 aus je 2 Blättern bestehende, rechts und links angeordnete, rötlichweiße Lappen und gibt dadurch das vordere Griffelende frei. Jetzt streckt sich der Griffel und ragt gegen 20 mm weit aus der Blüte hervor, um auf seiner nach vorn sehenden Endfläche den Pollen darzubieten. Langrüsselige Insekten, vermutlich Schmetterlinge, müssen, wenn sie den Nektar saugen wollen, ihren Rüssel vor dem Griffel in den Blütengrund schieben, dessen Zugang durch den Fruchtknoten stark verengt ist; hierbei werden sie je nach ihrer Größe mit dem Rüssel oder Rücken an den Pollenvorrat streifen und ihn allmählich entfernen. Nachdem dies geschehen ist, entwickelt sich auf der Endfläche des Griffels eine Narbe, auf der nun die Insekten in älteren Blüten den von jüngeren mitgebrachten Pollen absetzen. Auch wenn sich die Narbenpapillen entwickeln, bevor der Pollen durch Insekten abgeholt worden ist, tritt dennoch keine Befruchtung ein, sondern die Blüten sind durchaus selbststeril.

B. NACHTFALTERBLUMEN (Fn).

Bei im ganzen gleichartiger Blütenkonstruktion unterscheiden sich die Nachtfalterblumen von den Tagfalterblumen durch einige Eigentümlichkeiten, welche als Anpassungen an Besucher, die in der Dämmerung des Abends oder in hellen Nächten fliegen, leicht verständlich sind. Die Blumenfarbe ist weiß oder wenigstens licht, besondere Saftmale, die bei der schwachen Beleuchtung doch nicht hervortreten würden, haben sich nicht ausgebildet, und häufig öffnen sich die Blüten erst am Abend, schließen sich dagegen während des Tages. Ihre Düfte, die meist sehr intensiv und würzig sind, entbinden sie erst während der Flugzeit ihrer Besucher und locken diese, die durch ein außerordentliches Geruchsvermögen ausgezeichnet sind, selbst auf weite Entfernungen mit großer Sicherheit an. Eine besondere Gruppe in dieser Blumenklasse bilden die Nachtschwärmerblumen, die entsprechend dem bei einigen Schwärmern kolossal verlängerten Rüssel den Nektar am Grunde von eben so langen Röhren bergen.

Tag- und Nachtfalterblumen sind durch mehrfache Zwischenstufen miteinander verbunden, die sich entweder darin ausdrücken, daß die Blumenfarbe bei der gleichen Art zwischen Tönen schwankt, die bald bei hellem Licht, bald in der Dämmerung mehr zur Geltung kommen, oder darin, daß die Farbe am Tag und Abend gleichmäßig augenfällig ist. Zu den ersteren gehört z. B. der Frühlingssafran (*Crocus vernus*, Fig. 150), der ebenso wie der ähnliche Alpensafran (*C. albiflorus*) in seiner violett blühenden Form Tagfaltern, in der weiß blühenden mehr Nachtfaltern angepaßt ist. Die sechs Blütenblätter sind in ihrem unteren Teil zu einer aufrecht stehenden Röhre von etwa 6 cm Länge und 3 mm Dicke verwachsen, während ihre ungefähr 4 cm

Fig. 150. *Crocus vernus.* Blüte längs durchschnitten in nat. Gr.

langen und halb so breiten Zipfel sich bei warmem sonnigem Wetter glockig ausbreiten, bei kühler und regnerischer Witterung aber sich schließen und dadurch Geschlechtsorgane und Nektar vor dem Verderben schützen. Das enge Innere der Blütenröhre wird fast ganz von dem darin liegenden Griffel ausgefüllt, der von dem unterständigen Fruchtknoten aufsteigt und sich oben in 3 rotgelbe Narbenäste spaltet; am Grunde der Blumenglocke sind die 3 kurzen Staubfäden eingefügt, die lange aufrechte gelbe Antheren tragen. Der Nektar wird von 3 in den Scheidewänden des Fruchtknotens gelegenen Spalten und 3 an der Basis des Griffels befindlichen Fugen abgesondert und sammelt sich im Blütengrunde zwischen Röhrenwand und Griffel an, steigt aber in diesem engen Raum bis in die Gegend der Insertion der Staubfäden empor; er ist deshalb in der Regel für Hummeln und sogar Honigbienen erreichbar, kann aber vollständig nur durch Schmetterlinge mit hinreichend langem Rüssel ausgebeutet werden; durch eine Behaarung, die in der Höhe der Einfügung der Staubblätter von der Blütenhülle entspringt, ist er gegen unnütze Besucher verwahrt. Die Blumen werden von Tagschmetterlingen und der Ypsiloneule (*Plusia gamma*, Taf. I, Fig. 14), aber auch von Hummeln und Honigbienen besucht. Sie sind ausgeprägt protandrisch: bei Beginn des Blühens bedecken sich die Antheren auf ihrer Außenseite mit Pollen und bieten ihn der Berührung eindringender Schmetterlingsrüssel dar. Die becherförmigen, zerschlitzten Narben sind jetzt noch zwischen den Antheren versteckt und treten über ihnen durch Streckung des Griffels erst hervor, wenn bei reichlichem Insektenbesuch der Pollen bereits abgeholt worden ist; es findet dann also immer Fremdbestäubung der Narben durch den Pollen jüngerer Blüten statt. Am Schluß des Blühens kann spontane Autogamie dadurch erfolgen, daß die Antheren ihre noch Pollen enthaltende aufgesprungene Seite nach innen drehen und durch eine Verlängerung der Blumenröhre so weit gehoben werden, daß sie die Narben erreichen.

In überwiegender Weise der Bestäubung durch Nachtfalter angepaßt sind die Blumen des bei uns in Wäldern wachsenden Türkenbundes (*Lilium martagon*, Fig. 151). Sie stehen in Trauben, hängen sich nach unten und haben einen eigentümlichen Duft, der gegen Abend sich merklich verstärkt. Die 6 Blumenblätter rollen sich während des Aufblühens bis auf etwa zwei Drittel ihrer Länge nach hinten und oben zurück; sie sind ca. 8 mm breit, 32–36 mm lang, schmutzig-hellrot mit dunkleren, in der

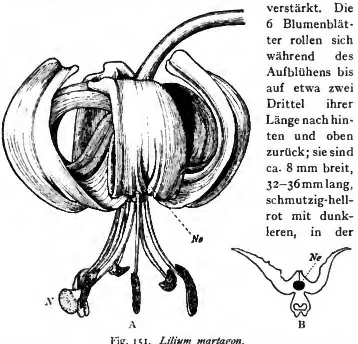


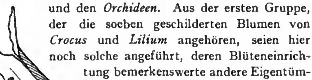
Fig. 151. *Lilium martagon.*
A Blüte, 2fach vergr.; B Querschnitt durch den unteren Teil eines Blütenblattes, 4fach vergr.; *N* Narbe, *Ne* Nektarröhre.

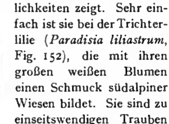
Färbung und Ausdehnung ziemlich wechselnden Flecken. Von ihrer Basis an tragen sie eine 11—12 mm lange, mit purpurgrünen Warzen und kurzen weißen Papillen besetzte Nektarrinne, deren Längskanten sich röhrig zusammenschließen und erst am vorderen Eingang so weit auseinandertreten, daß hier einige Nektartröpfchen sichtbar werden. Die 6 Staubblätter haben gelblichweiße, 23 mm lange Filamente und schwärzliche,

10 mm lange, mit gelbem klebrigem Pollen erfüllte Antheren. Der im Blütengrund stehende Fruchtknoten ist 11 mm lang und trägt einen sich bogig krümmenden, ungefähr 20 mm langen Griffel mit einer roten, kopfig angeschwollenen Narbe. Beim Aufblühen sind die Staubblätter gerade vorgestreckt und die noch geschlossenen Antheren bilden die unmittelbare Verlängerung der Filamente; je mehr die Blumenblätter sich zurückschlagen, desto mehr treten auch die Staubblätter auseinander und biegen sich nebst dem Griffel nach außen. Schon jetzt ist die Narbe belegungsfähig, die Blüte also schwach protogynisch. Nach kurzer Zeit kippen die Antheren an ihrer gelenkartigen Anheftungsstelle am Filament derartig um, daß ihre jetzt mit Längsrissen aufspringenden Fächer sich nach unten und außen wenden. Die Blütenkonstruktion gibt sich als eine Umfliegungseinrichtung im Sinne Delpinos zu erkennen, als deren normale Bestäuber nur solche Besucher in Betracht kommen, die frei im Umkreis der Blüte schwebend ihren Rüssel nacheinander in die 6 Eingänge der Nektarröhren einsenken und hierbei notwendig mit der Unterseite ihres Körpers die hin und her pendelnden Antheren an ihrer mit Pollen bedeckten Seite streifen. Den aufgeladenen klebrigen Pollen setzen sie an der exzentrisch hervorstehenden Narbe derselben oder einer später besuchten Blüte teilweise wieder ab. In der hier geschilderten Weise benimmt sich der normale Bestäuber des Türkenbundes, das Taubenschwänzchen (*Macroglossa stellatarum*, Taf. I, Fig. 13), dessen 25 mm langer Rüssel ungefähr dem Abstand zwischen Pollen und Nektarlöchern entspricht. Schwebt der Schwärmer in der Höhe der geöffneten Antheren, so kann er die Nektarlöcher bequem erreichen und seinen Rüssel in die Röhre einschieben; dabei führt er mit den Beinen eigentümliche zappelnde Bewegungen aus, durch deren Hilfe das Heraustreten der Pollenkörner aus den wackelnden Antheren wesentlich befördert wird. Auch im Sitzen saugende Schmetterlinge finden sich an den Blumen des Türkenbundes ein und gewinnen den Nektar in unregelmäßiger

Weise; sie können ebenfalls gelegentlich Bestäubungen bewirken, kommen aber gegen das Taubenschwänzchen und seine rasche Befruchtungsarbeit gar nicht in Betracht. Außer durch die Besucher herbeigeführter Autogamie kann solche auch spontan durch gelegentliche Berührung einer Anthere mit der Narbe eintreten; sie ist, wie bereits Sprengel festgestellt hat, von Fruchtbarkeit begleitet.

Die hohe Anpassungsstufe an Nachtfalter wird schon in verschiedenen Familien der *Monokotylen* in mannigfacher Ausbildung erreicht, insbesondere bei den *Liliiflorae* und den *Orchideen*. Aus der ersten Gruppe, der die soeben geschilderten Blumen von *Crocus* und *Lilium* angehören, seien hier noch solche angeführt, deren Blüteneinrichtung bemerkenswerte andere Eigentümlichkeiten zeigt. Sehr einfach ist sie bei der Trichterlilie (*Paradisia liliastrum*, Fig. 152), die mit ihren großen weißen Blumen einen Schmuck südalpiner Wiesen bildet. Sie sind zu einseitswendigen Trauben vereinigt, horizontal oder schräg abwärts gerichtet und duften schwach nach Honig. Die 6 schneeweißen, nur an der Spitze etwas grün gezeichneten Blumenblätter sind reichlich 40 mm lang, biegen sich im oberen Teil etwas nach außen und legen sich im übrigen zu einem Trichter zusammen, der sich in seinem untersten Teil so verengt, daß er den hier stehenden Fruchtknoten fast berührt. Auch die 6 Staubblätter entspringen im Blütengrunde; ihre Filamente krümmen sich im vorderen Teil der Blüte bogig nach oben, so daß die aufrechten Antheren in den Blüteneingang zu stehen kommen. Der Griffel verläuft in der Nähe des untersten Blumenblattes, biegt sich an seinem Ende ebenfalls etwas herauf und bietet die angeschwollene





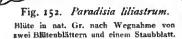


Fig. 152. *Paradisia liliastrum.* Blüte in nat. Gr. nach Wegnahme von zwei Blütenblättern und einem Staubblatt.

und mit Papillen bedeckte Narbe, da er die Staubblätter an Länge ein wenig übertrifft, vor den Antheren den Besuchern dar. Der Raum zwischen dem Fruchtknoten und der Blütenhülle füllt sich mit Nektar, der teils im Innern der Fruchtknotenwände, teils in äußeren Rinnen ausgeschieden wird. Stellung der Geschlechtsorgane und Nektarbergung weisen auf Nachtfalter als Besucher der Blumen hin, beobachtet wurde als Bestäuber bis jetzt nur die Ypsiloneule (*Plusia gamma*, Taf. I, Fig. 14), welche die Blumen der Trichterlilie allen benachbarten vorzog. Die Eulen krochen in der Regel über die Narbe und die Antheren hinweg, so daß sie beiderlei Organe mit der Unterseite streiften, in den Blütengrund, um Nektar zu saugen; sie vollziehen wegen der vorragenden Stellung der Narbe meistens Fremdbestäubungen, und solche sind auch dadurch noch begünstigt, daß die Blüten eine schwache Protogynie zeigen: die Antheren springen, die der äußeren Staubblätter früher, erst auf, nachdem die Blüte sich vollständig geöffnet hat, die Narbe ist sogleich belegungsfähig.



Fig. 153. *Narcissus poeticus.* Blüte mit längs durchschnittener Röhre; nat. Gr.

Die Narzissen, von denen wir früher *N. pseudonarcissus* als Hummelblume kennen gelernt haben, umschließen neben solchen auch Mittelformen zwischen Hummel- und Falterblumen, sowie endlich ausgeprägte Falterblumen, Unterschiede, die durch die Form der Nebenkrone und durch die Tiefe und Weite der Blumenröhre bedingt werden. Zur Blumenklasse *Fn* gehört die gewöhnliche Narzisse (*N. poëticus*, Fig. 153), an deren nickenden Blumen die niedrige, grünlichgelbe, am Rande gekerbte und zinnoberrot gefärbte Nebenkrone einen so schönen Gegensatz zu den 6 milchweißen,

sich flach ausbreitenden Zipfeln der Blütenhülle bildet und den Eingang zur Blumenröhre umgibt. Diese stellt einen grünen Hohlzylinder von 30 mm Länge und 4 mm Weite dar, der in seiner ganzen Länge durch den darin verlaufenden Griffel, an seinem Eingang außerdem durch die in zwei Reihen untereinander stehenden Antheren so verengt wird, daß nur ein hinreichend langer Schmetterlingsrüssel bis zu dem im Grunde geborgenen, reichlichen Nektar vordringen kann. Die 6 Antheren, von denen die 3 oberen kleiner sind als die unteren, springen nach innen auf und sind etwas später geschlechtsreif als die sie nur wenig überragende Narbe; immerhin wird bei eintretendem Insektenbesuch hierdurch Fremdbestäubung gegenüber der ebenfalls häufigen und auch auf spontanem Wege möglichen Autogamie begünstigt. Obwohl nach dem Bau der Blumen, ihrer weißen Farbe und ihrem würzigen Duft nicht zu bezweifeln ist, daß es Nachtfalterblumen sind, so konnten doch die Bestäuber selbst bisher noch nicht festgestellt werden.

Unter den Blüten der *Orchideen*, deren wunderbare Anpassungen schon an einer ganzen Reihe von Beispielen erläutert worden sind, befinden sich auch einige Nachtfalterblumen, von denen die häufigste einheimische die von *Platanthera bifolia* (Fig. 154) ist. Diese auf Waldwiesen und Heiden wachsende Pflanze entwickelt im Juni oder Juli ihre langen, reichblütigen Ähren, die wegen der grünlichweißen Farbe ihrer Blüten zwar nicht sehr augenfällig sind, dafür aber einen starken, nelkenähnlichen Duft von sich geben, der sich abends noch steigert. Die 3 äußeren Blumenblätter breiten sich auseinander, die beiden inneren oberen neigen über der Geschlechtssäule zusammen, die zungenförmige, ungeteilte, 7 mm lange Lippe ist abwärts gerichtet und trägt an ihrem Grunde einen nach hinten stehenden, grünlichen, hohlzylindrischen Sporn von 13—21 mm Länge, dessen viereckiger Eingang weniger als ½ mm weit ist. Geschlechtssäule und Geschlechtsorgane zeigen einen ähnlichen Bau wie bei *Orchis* (vgl. S. 276ff.); die beiden Antheren-

hälften sind ziemlich weit auseinandergerückt und enthalten Pollinarien, deren Stielchen und Klebscheibe offen zu beiden Seiten der Narbe liegen; diese steht unmittelbar über dem Sporneingang. Bestäuber der Blüten sind Nachtfalter aus den Familien der Eulen, Motten und auch Schwärmer, welche den Nektar saugen, der in dem Sporn so reichlich abgesondert wird, daß er bisweilen bis zu drei Vierteln von dessen Länge in ihm in die Höhe steigt. Die Pollinarien kitten sich rechts und links an den eingeführten Rüssel an, drehen sich dann durch Austrocknung ihrer Stielchen nach innen und unten und werden beim Besuch der nächsten Blüte auf die klebrige Narbe gestoßen.

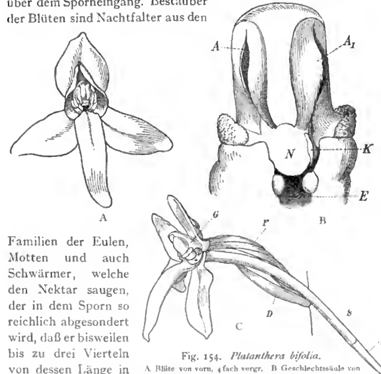


Fig. 154. *Platanthera bifolia.*

A Blüte von vorn, 4 fach vergr. B Geschlechtssäule von vorn, 25 fach vergr. C Blüte von der Seite, bei + + ein inneres Blütenblatt weggeschnitten, 4 fach vergr. *D* Deckblatt, *F* Fruchtknoten, *S* Sporn mit darin enthaltenem Nektar *Ne*, *G* Geschlechtssäule, *N* Narbe, *E* Eingang in den Sporn, *A* leeres Antherenfach, A_1 volles Antherenfach, *K* dessen Klebdrüse.

Von den dikotylen Familien enthalten namentlich die *Silenaceen* in den oben erwähnten Gattungen *Dianthus*,

Silene und *Melandryum* Nachtfalterblumen, die sich von ihren an Tagfalter angepaßten Gattungsgenossen durch weiße oder bleiche Farbe und Mangel von Saftmalen unterscheiden. Durch die Art des Blühens und die Veränderung der Kronblätter zu verschiedenen Tageszeiten ist das nickende Leimkraut (*Silene nutans*, Fig. 155) von besonderem Interesse. Die an trockenen Hängen und Waldrändern wachsende Pflanze treibt im Hochsommer ihre einseitswendigen Rispen, an deren überhängenden Ästen die vereinzelten Blumen schräg nach unten hängen. Ihr Kelch bildet eine außen drüsenhaarige, am Ende in 5 Zähne ausgehende Röhre, welche die Nägel der Kronblätter fest zusammenhält und im Grunde den wie bei der Gattung *Dianthus* ausgesonderten Nektar birgt. Die Platten der 5 Kronblätter sind tief zweilappig, an ihrer Basis mit einem zweispitzigen Anhängsel versehen, oberseits schmutzigweiß gefärbt, auf der Unterseite mit schmutzig-rötlichen Längslinien gezeichnet; bei sonnigem Wetter rollen sie sich so nach oben ein, daß die Blume wie verwelkt aussieht und wegen der nach außen gewendeten Unterseiten der Platten wenig in die Augen fällt, mit Beginn der Abenddämmerung breiten sich aber die Platten aus und legen sich so weit nach hinten, daß sie, von der Seite gesehen, durch ihre helle Farbe die Blüten auffällig machen. In dieser Stellung bleiben sie die Nacht hindurch bis zum frühen Morgen, um dann wieder in die Tagesstellung überzugehen, und dies wiederholt sich während der 3 Tage, welche die Blütezeit einer Blume gewöhnlich dauert; bei kühler und trüber Witterung treten diese Phasen

Fig 155. *Silene nutans.* Junge Blüte im männlichen Zustand mit während des Tages eingerollten Kronblättern. 3fach vergr.

nicht so deutlich hervor. Bei Tage sind die Blüten geruchlos, in der Nacht aber, zu derselben Zeit, wo die Krone ausgebreitet ist, hauchen sie einen kräftigen, hyazinthenartigen Duft aus. Alle diese Eigentümlichkeiten weisen darauf hin, daß die Bestäuber der Blumen bei Nacht fliegende Schmetterlinge sind, und als solche sind verschiedene Eulen und Spanner tatsächlich beobachtet worden; doch wird ihnen auch bei Tage Besuch durch Tagfalter und Hummeln zuteil. Die Pflanze bringt meistens zwitterige, daneben aber auch eingeschlechtige Blüten hervor. Die Zwitterblüten sind in ausgezeichneter Weise protandrisch und haben meistens Kronen, deren Platten 10—14 mm lang sind; vereinzelt kommt eine kleinblütige Form mit nur bis 8 mm langen Platten vor. Das Abblühen einer Blume geht bei günstigen äußeren Umständen folgendermaßen vor sich: am ersten Abend entfaltet sich die Blüte zum ersten Male, dabei treten die 5 Staubblätter des äußeren Kreises aus dem Blüteneingang hervor, öffnen ihre Antheren an der Innenseite und biegen sich beim Verwelken nach außen; am nächsten Tage nehmen die 5 Staubblätter des inneren Kreises ihre Stelle ein, und endlich am Abend des dritten Tages wachsen die beiden Griffel aus der Blüte heraus, die oben mit Narbenpapillen bedeckt sind. Durch diese Einrichtung ist bei Insektenbesuch Fremdbestäubung gesichert, Selbstbestäubung höchstens möglich, wenn am Schluß des Blühens die Griffel mit den sich einkrümmenden Kronblättern in Berührung kommen und auf diesen etwas Pollen hängen geblieben ist. Die weiblichen Blüten kommen gynomonözisch und gynodiözisch vor und sind kleiner als die zwitterigen; sie enthalten verkümmerte Staubblätter. Männliche Blüten scheinen selten zu sein, sie sind großblumig und besitzen kleine und funktionslose Pistille.

Eine Nachtfalterblume mit ganz andersartiger Einrichtung, eine mit 5 röhrenförmigen Nektarzugängen ausgestattete sog. Revolverblüte ist die Blume der bekannten Zaunwinde (*Convolvulus sepium*, Fig. 156). Ihre großen, rein weißen,

nur im Grunde etwas gelblichen, trichterförmigen Kronen sind unten außer von einem 5teiligen Kelch noch von einem aus 2 grünen Blättern bestehenden Außenkelch

Fig. 156. *Convolvulus sepium.* A Blüte von vorn in nat. Gr., im Grunde die Zugänge zum Nektar; B Blüte von der Seite mit ausgebreiteter, C mit zusammengefalteter Krone in nat. Gr. D Längsschnitt durch den Blütengrund; *F* Basis der Filamente, *N* nektarabsondernder Diskus; 4fach vergr.

umschlossen und erweitern sich oben in einen fast flach ausgebreiteten Saum, der eine höchst augenfällige Schaufläche von 6—7 cm Durchmesser bildet. Bei Regenwetter schließt sich die Krone, indem sie sich aufrichtet und zusammenfaltet, sonst ist sie bei Tage und in mondhellen Nächten geöffnet, duftet

aber nicht. Am Grunde der Kronröhre sind die 5 Staubblätter eingefügt, und ihre verbreiterten und verdickten Basen lassen zwischen sich 5 rundliche, nur 0,6 mm weite Zugänge zu dem im Blumengrunde geborgenen Nektar, der von einer wulstigen Umwallung des Fruchtknotens abgesondert wird. Die ungefähr 15 mm langen, den Griffel dicht umschließenden Filamente tragen aufrechte, nach außen aufspringende Antheren, die von der gleichzeitig entwickelten zweilappigen Narbe überragt und deshalb von den normalen Bestäubern früher berührt werden als der Pollen. Der wichtigste Besucher und fast ausschließliche Befruchter der Blume ist der Windenschwärmer (*Protoparce convolvuli*, Fig. 18, S. 75), der frei vor der Blüte schwebend seinen 65—80 mm langen Rüssel in die Nektarzugänge einführt und vorzugsweise Fremdbestäubungen vollzieht. Die Befruchtung der Zaunwinde und damit die dauernde Existenz der Pflanze ist fast ganz vom Windenschwärmer abhängig, über dessen Verbreitungsgebiet dasjenige der Pflanze nur wenig hinausgreift. Absolut ist diese Abhängigkeit deswegen nicht, weil die Zaunwinde sich auf ungeschlechtlichem Wege reichlich vermehrt und ihre Blüten in allerdings untergeordnetem Umfang auch von anderen Besuchern, namentlich Hummeln, Bienen und Schwebfliegen, befruchtet werden können. Aber doch hat man beobachtet, daß in England, wo der Schwärmer selten ist, die Zaunwinde selten Früchte ansetzt, und daß sie in Schottland, wo der Schmetterling fehlt, nur selten vorkommt.

Die meisten speziell an Schwärmer angepaßten Blumen zeichnen sich durch Bergung des Nektars in so langen und engen Röhren aus, daß selbst Falter, deren Rüssel nicht die Länge des Schwärmerrüssels erreicht, von seiner Gewinnung ausgeschlossen sind. Dies ist z. B. bei den Blüten des Geißblattes (*Lonicera caprifolium*, Fig. 157) der Fall, die auch durch ihre helle Farbe, den Mangel von Saftmal und Anfliegeplatz, das Aufblühen am Abend und die Entbindung eines betäubenden Duftes des Abends und in den ersten

Nachtstunden sich als Nachtschwärmerblumen zu erkennen geben. Die Blumen des bekannten Schlingstrauches sitzen zu mehreren beisammen unmittelbar über einem zusammengewachsenen Blattpaar und stellen sich während des Blühens ungefähr wagerecht ein. Auf dem unterständigen grünen Fruchtknoten steht die zygomorphe, zweilippige Krone, während vom Kelch kaum eine Spur zu erkennen ist. Der untere Teil der Krone bildet eine 25—30 mm lange, vorn 3 mm dicke, nach dem Grunde allmählich auf wenig über 1 mm verdünnte Röhre, in der am Grunde sich ansammelnder Nektar abgesondert wird; am Eingang zur Röhre trennt sich die Krone in eine schmale, etwa 20 mm lange, abwärts gebogene Unterlippe und eine breite, 4zipfelige, ungefähr ebenso lange, aufgerichtete Oberlippe. Beide lassen zwischen sich einen kleinen Eingang in die Röhre, der durch die dahinter entspringenden 5 Staubblätter und den vom Scheitel des Fruchtknotens ausgehenden fadenförmigen Griffel noch bedeutend verengt wird. Außerhalb des Blüteneinganges sind die Geschlechtsorgane 12—20 mm weit vorgestreckt und meist etwas aufwärts gebogen, die kopfige Narbe befindet sich am Ende des Griffels oberhalb der Staubblätter, die ihre aufgesprungenen Antheren nach vorn wenden.

Fig. 157.
Lonicera caprifolium.
A Blüte von der Seite, B von vorn; 2fach vergr.

Saugende Schwärmer, von denen als Besucher der Blumen *Protoparce convolvuli*, *Sphinx ligustri*, *Hyloicus pinastri*, *Chaerocampa elpenor* und *Metopsilus porcellus* beobachtet sind, müssen mit ihrem Rüssel oder Kopf Narbe und Antheren berühren und sowohl Fremd- wie Selbstbestäubungen vollziehen. Auch langrüsselige Eulen, die den in der Kronröhre aufsteigenden Nektar erreichen, wenn auch nicht vollständig ausbeuten können, besuchen die Blüten und sind als Bestäuber tätig. Die Dauer einer Blüte beträgt 3 Tage, an deren erstem sie abends zwischen 7 und 8 Uhr aufblüht; während der Duft bei Tage unbedeutend ist, wird er von 6 Uhr abends bis gegen Mitternacht außerordentlich stark. Die anfangs außen rosa überlaufenen Kronen sind an jungfräulichen Blumen innen weiß oder rötlichweiß gefärbt und deshalb abends mehr in die Augen fallend als die älteren, die eine hellgelbe Farbe annehmen; ob, wie zu vermuten ist, die jungen helleren und noch der Bestäubung bedürftigen Blüten von den Schwärmern vorzugsweise oder ausschließlich besucht werden, darüber fehlen bestimmte Beobachtungen.

Nachtschwärmerblumen mit ganz enorm verlängerten Nektarröhren finden sich unter den tropischen Gewächsen im Einklang damit, daß in diesen Gegenden auch *Sphingiden* mit Rüsseln von 14—16 cm Länge leben. Bei *Macrosilia cluentius* beträgt die Rüssellänge sogar ca. 25 cm, und dieser oder ähnliche Schwärmer wären demnach imstande, die von Darwin geäußerte Voraussetzung zu erfüllen, daß es auf Madagaskar zur Befruchtung der *Orchidee Angraecum sesquipedale* mit einem nektarhaltigen Sporn von 29 cm Länge Schmetterlinge geben müsse, die ihren Rüssel auf 25—28 cm Länge ausstrecken können. Besonders langröhrige Blumen finden sich u. a. in den Gattungen *Gardenia*, *Calonyction*, *Mirabilis* und *Nicotiana*. Wegen ihrer über 15 cm langen, etwa 2 mm dicken Kronröhren hat eine chilenische *Nicotiana*-Art, die bei uns nicht selten als einjährige Zierpflanze gezogen wird, den Namen *N. longiflora* erhalten (Fig. 158). Ihre weiße Blüte öffnet sich abends und bleibt

den Tag über geschlossen, haucht auch erst während des Abends und der Nacht ihren angenehmen, die Schwärmer anlockenden Duft aus. Im Grunde der Kronröhre wird von den verdickten und miteinander verwachsenen Basen der Staubfäden, welche den Fruchtknoten umschließen, Nektar in reichlicher Menge ausgeschieden; Filamente und Griffel durchziehen die ganze enge Röhre, um im Blüteneingang, wo die Krone sich zu einem weiten, weißen Trichter von etwa 40—45 mm Durchmesser ausbreitet, die mit der aufgesprungenen Seite nach oben gewendeten Antheren und etwas vor ihnen die kopfige Narbe darzubieten. Beiderlei Organe stehen einander so nahe, daß beim Zusammenfalten der Krone während der Tagesstunden wohl immer spontane Selbstbestäubung eintritt, und dies

Fig. 157. *Nicotiana longiflora.* Blüte im Längsschnitt, auf ³/₄ verkleinert.

dürfte in unseren Gärten, wo die normalen Bestäuber der Pflanze fehlen, ihre ausschließliche Befruchtungsart sein.

Sind nun weitaus die meisten, und jedenfalls alle einheimischen Falterblumen durch die Ausbildung enger Nektarröhren charakterisiert, mögen sie in der Form von Revolverblüten, von engröhrigen oder engspornigen Blumen auftreten, so sehen wir einen durchaus andersartigen Typus in der amerikanischen *Liliaceen*-Gattung *Yucca* vor uns, deren Blüten die engste Anpassung an die „Yuccamotten", *Tineiden* aus der Gattung *Pronuba*, zeigen. Von den zahlreichen, hauptsächlich im Süden von Nordamerika einheimischen, meist baumförmigen Arten ist bei uns die häufig in Gärten kultivierte *Y. filamentosa* die bekannteste, zugleich auch die hinsichtlich ihrer merkwürdigen Bestäubungseinrichtung am genauesten untersuchte (Fig. 159). Ihre großen, rispenförmigen Blütenstände tragen abwärts geneigte weiße Blumen, deren 6 Blütenhüllblätter sich zu einer etwa 4 cm weiten und 3 cm tiefen Glocke aneinanderlegen. In ihrer Mitte

steht ein 25 mm hohes weißes schlankes Pistill, welches an der Spitze 3 etwa 9 mm lange, narbenartige Längswülste trägt; jeder von ihnen besitzt am Scheitel eine nach innen

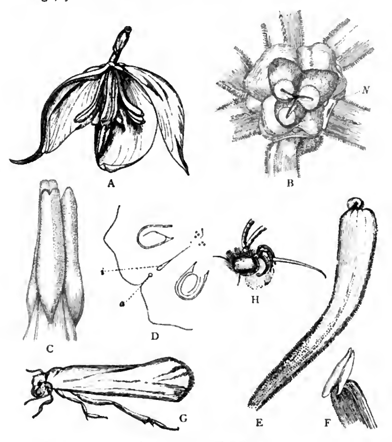


Fig. 159. *Yucca filamentosa.*

A Blüte in nat. Gr. nach Wegnahme von $2^1/_2$ Blütenblättern. B das Pistill und die Basen der sechs Staubfäden von oben gesehen; in der Mitte der Eingang zum Griffelkanal, bei *N* Nektar, der sich zwischen Staubfäden und Fruchtknoten hält; 4fach vergr. C Griffelspitze, 4fach vergr. D Teil eines Fruchtknoten-Querschnittes mit einem äußeren *a* und einem inneren *i* Nektarium; 12fach vergr. E Staubblatt mit aufgesprungener Anthere, F Filamentspitze mit geschlossener Anthere, 4fach vergr. G die Yuccamotte *Pronuba yuccasella*, 3fach vergr. H Kopf eines Weibchens von *Pronuba synthetica* mit einem Pollenballen zwischen den Tentakeln, 10fach vergr. G u. H nach Trelease.

führende und in den Eingang eines engen, offenen Griffelkanales mündende Furche. Das Pistill ist von 6 weißen, 15 mm langen Staubblättern dicht umgeben, deren nach oben keulig verdickte Filamente sich oberwärts bogig nach außen krümmen und auf ihrer Spitze eine im geschlossenen Zustand 4 mm lange, nach dem Aufspringen aber auffallend kleine, wie ein Pollenhäufchen aussehende Anthere tragen. Die Nektarabsonderung in der Blüte ist bald mehr, bald weniger reichlich und geht in 3 doppelten Nektarien vor sich, je einem im Innern der 3 Fruchtknotenwände und einem an der Außenseite verlaufenden, die am Scheitel zusammenhängen und am Grunde den Nektar austreten lassen, der sich zwischen der Basis des Fruchtknotens und der Filamente ansammelt. Die in ihrer Konstruktion nichts besonders Auffallendes zeigenden Blüten sind nun in ihrer Befruchtung durchaus von der Tätigkeit der Yuccamotte (*Pronuba yuccasella*) abhängig, wie diese umgekehrt in ihrer Existenz an die *Yucca*-Blüten gebunden ist. Nicht als ob sie irgendwelche Blütenteile für ihre Nahrung verwendete, aber sie legt in die Fruchtknoten ihre Eier ab und sorgt für die Ernährung der auskommenden Larven dadurch, daß sie die Befruchtung der belegten Pistille übernimmt. Für diese verschiedenen Verrichtungen ist die Yuccamotte durch besondere Einrichtungen ihres Körpers eigens ausgerüstet. Der Schmetterling (Fig. 159 G) ist etwa 13 mm lang und besitzt eine Flügelspannung von 23—25 mm; Oberflügel, Kopf und Bruststück sind silberweiß, die Unterflügel hellbraun. Die Weibchen aller *Pronuba*-Arten besitzen eine unter den Schmetterlingen einzig dastehende Ausrüstung zum Pollensammeln: 2 lange zylindrische krümmungsfähige Fortsätze am Basalteil der Kiefertaster; sie werden als Tentakeln bezeichnet, sind auf der Innenseite mit kleinen Stacheln besetzt und dienen als Greiforgan beim Aufladen des Pollens. Am Tage sind die Motten in den *Yucca*-Blüten versteckt, bei Beginn der Dunkelheit schwärmen besonders die Männchen umher, suchen die Weibchen auf und begatten

sich mit ihnen. Das befruchtete Weibchen macht sich nun zunächst daran, eine für seine Größe riesige Pollenmasse einzusammeln. Zu diesem Zweck klettert es an einem Staubblatt in die Höhe, beugt den Kopf mit ausgestreckten Tentakeln über die Anthere und schabt mit Hilfe der fortwährend bewegten Kiefertaster den Pollen auf die beiden Tentakeln; dann hebt es den Kopf und formt eine kleine Pollenkugel, die es zwischen dem Hals und den Schenkelringen der Vorderbeine festklemmt. Dies geschieht an 3—4 Staubblättern, bis die Pollenkugel etwa die dreifache Größe des Mottenkopfes erlangt hat, und nun fliegt das Tier in der Regel zu einer andern Blüte, um an ihr die Eiablage zu vollziehen. Hierfür ist es mit einer ganz besonders ausgebildeten Legescheide und einem daraus vorstreckbaren Eileiter versehen, die für gewöhnlich in der Hinterleibspitze verborgen sind. Das an die Eiablage gehende Weibchen nimmt, indem es sich an zwei Staubfäden festhält, eine solche Stellung ein, daß seine Hinterleibspitze ungefähr der Mitte des Fruchtknotens aufliegt, und stößt die Legescheide so weit in das zarte Gewebe der Fruchtknotenwand hinein, daß die Legeröhre ein Ei an die Samenanlagen eines Faches schieben kann. Bei der Ausbildung der Frucht bleiben später die dem Einstichkanal benachbarten Samenanlagen im Wachstum zurück, während die übrigen stark anschwellen; hierdurch entstehen an der Frucht charakteristische Verdickungen, welche die erfolgreiche Tätigkeit der Yuccamotte erkennen lassen. Nach der Eiablage beginnt der dritte und für die Blume wichtigste Abschnitt dieser Tätigkeit. Das *Yuccasella*-Weibchen klettert jetzt an dem angestochenen Pistill bis zur Spitze in die Höhe und stopft unter hastiger Auf- und Abwärtsbewegung des Kopfes mit Beihilfe des Rüssels einen Teil seines Pollenvorrates in eine der 3 klebrigen Narbenfurchen und den Griffelkanal; dann ruht es 4—5 Minuten aus, begibt sich an den Fruchtknoten hinab, um wieder ein Ei abzulegen, versieht die zweite Narbenfurche mit Pollen, und wiederholt endlich dasselbe noch ein

drittes Mal. Bisweilen werden auch mehr, 10—20, Eier in dasselbe Pistill gelegt; nicht selten erfolgt die Ablage mehrerer Eier hintereinander und dann erst die Bestäubung der Narbe, immer aber wird diese, als ob das Tier ein genaues Verständnis für die Bedeutung seiner Tätigkeit hätte, mit einer so großen Menge von Pollen belegt, wie er für die Befruchtung der 3 Doppelreihen von Samenanlagen im Fruchtknoten gerade ausreicht. Aus dem mit einem langen, fadenartigen Stiel versehenen Ei entwickelt sich nach 8 Tagen eine Larve, die in einem Monat erwachsen und dann 14 mm lang ist. Sie verzehrt etwa ein Dutzend Samenanlagen, nagt beim Herannahen der Fruchtreife ein Loch in die Kapselwand und läßt sich an einem Faden auf den Boden herab; im Erdboden überwintert sie, verpuppt sich kurz vor der Blütezeit der *Yucca*, und gleichzeitig mit der Entfaltung der Blüten erscheint der Schmetterling. Die Samenanlagen sind in den Fruchtknoten der *Yucca* in so großer Anzahl vorhanden, daß sich trotz der Vernichtung vieler durch die Mottenlarven in den Kapseln noch 100—200 gute Samen ausbilden, während ohne die Hilfe des Schmetterlings sich keine entwickeln könnten.

Am Schluß der in den Kapiteln VI—XIII gegebenen Einzeldarstellungen der Blumenklassen ist darauf hinzuweisen, daß Delpino noch eine Klasse der Käferblumen aufgestellt hat und unter ihnen großblumige und kleinblumige unterscheidet. Er findet sie immer mit Düften ausgestattet, selten nektarhaltig, dafür aber den Besuchern reichlichen Pollen oder Futtergewebe darbietend. Zu den großblumigen rechnet er z. B. *Nymphaea*, *Euryale*, *Victoria*, *Magnolia*, lauter Blumen mit zahlreichen Staub- und Blumenblättern; zu den kleinblumigen, die dichte reichblütige Infloreszenzen besitzen, *Cornus paniculata*, *Hydrangea quercifolia*, *Ornithogalum arabicum*, und später hat man ihnen wohl auch noch *Aruncus silvester* sowie verschiedene, nicht anemogame Palmen beigesellt. Wenn nun auch an den Blumen der genannten und einiger anderen

Pflanzen Besuche von Blumenkäfern in beachtenswerter Reichlichkeit und mit günstigem Erfolg für die Befruchtung, besonders in der kapländischen Flora, festgestellt werden konnten, so lassen sich doch deutliche Anpassungen dieser Blumen an die körperlichen Eigenschaften oder Gewohnheiten der Käfer, wie sie uns bei den an *Dipteren*, *Hymenopteren* und *Lepidopteren* angepaßten Blüten in so unzweideutiger Weise begegneten, nicht erkennen, und auch die geringe Blumentüchtigkeit der *Koleopteren* im allgemeinen spricht nicht für die Wahrscheinlichkeit der Ausbildung besonderer Käferblumen.

KAPITEL XIV.

DIE BLUMENSTATISTIK UND IHRE ERGEBNISSE.

Ein gewaltiges Beobachtungsmaterial über die Bestäubungseinrichtungen der Blüten und über die Arten, Ausrüstungen und Gewohnheiten ihrer Besucher hat sich seit Ch. C. Sprengels grundlegendem Werk angesammelt, eine Fülle von Tatsachen ist uns bekannt geworden, aus der in der vorausgehenden Darstellung nur typische und besonders charakteristische Einzelheiten in solchem Umfange hervorgehoben werden konnten, daß der Leser in den Stand gesetzt ist, sich einen allgemeinen Überblick und ein zutreffendes Bild von den Blumengruppen und Blumenbesuchern zu verschaffen. Er wird aber auch gern einigen zusammenfassenden Schlüssen folgen, die sich nach übersichtlicher Gruppierung der Einzelbeobachtungen ziehen lassen, und sein Interesse einer kurzen Skizzierung der Folgerungen aus den beobachteten Tatsachen nicht versagen, wenn sie auch auf dem Gebiete der Hypothesen liegen. Denn gerade hier ergibt sich ein Reichtum von Anregungen zu neuen Untersuchungen und Fragestellungen.

Mit einer bewundernswerten Ausdauer hatte zuerst H. Müller in Westfalen, Thüringen und in den Alpen für alle von ihm auf ihre Bestäubungseinrichtung untersuchten Pflanzenarten die Art und Zahl der besuchenden Insekten, sowie ihr Benehmen an den Blüten nach Möglichkeit festzustellen gesucht, in der Absicht, nachzuweisen, ob und inwieweit eine Übereinstimmung zwischen der aus der Einrichtung einer Blüte theoretisch gefolgerten Zugehörigkeit

zu einer bestimmten Blumenklasse und dem ihr tatsächlich zuteil werdenden Insektenbesuch vorhanden ist. Für jede Blumenart wurden von ihm die auf ihr beobachteten Insektenarten, das Datum des Besuches, die Häufigkeit der Besuche, das Verhalten des Insektes an der Blume und sein Nutzen für den Eintritt der Bestäubung aufgezeichnet. Später wurden entsprechende Beobachtungen in Deutschland besonders von E. Loew, P. Knuth, C. Verhoeff u. a., in Belgien und den Pyrenäen von J. Mac Leod, in England von J. C. Willis und I. H. Burkill, in den skandinavischen und arktischen Ländern von E. Warming, C. Lindman und O. Ekstam, in Nordamerika in sehr ausgedehnter Weise von Ch. Robertson ausgeführt. Deren Ergebnisse sind, was die einzelnen Blumenarten betrifft, in unserer speziellen Darstellung bereits berücksichtigt worden und haben eben die sicheren Unterlagen für das Verständnis der Blüteneinrichtungen und für die Abgrenzung der Blumenklassen geliefert. Aber sie geben außerdem die Grundlagen für eine Blumenstatistik ab, deren Aufgabe darin besteht, die Wechselbeziehungen zwischen Blumen und blumenbesuchenden Insekten auf Grund sicherer und zahlenmäßig festgestellter Beobachtungen zu prüfen und Schlüsse daraus auf die Entstehung dieser Beziehungen und der jetzt vorliegenden Anpassungen abzuleiten.

Dabei ist zu beachten, daß eine rein zahlenmäßige Zusammenstellung der Blumenarten mit der Art und Zahl ihrer Besucher keineswegs alles zum Ausdruck bringt, was zur Beurteilung der Beziehungen zwischen Blumen und Insekten notwendig ist. Denn je nach der Häufigkeit der Besuche, und je nach dem Verhalten der Besucher sind verschiedene Insekten von höchst verschiedener Bedeutung für eine Blume, dies kann aber in der Zahl der Besucherarten nicht zum Ausdruck kommen: kann doch eine häufige, der Blume in Ausrüstung und Benehmen gut angepaßte Besucherart für die Bestäubung eine viel wichtigere Rolle spielen als Dutzende von nebensächlichen oder sel-

tenen Besucherarten. Da es aber undurchführbar wäre, für die einzelnen Besucherarten vergleichbare Zahlen über die Häufigkeit der Besuche zu erlangen, so darf man um so eher mit den Zahlen der Besucherarten operieren, als die von verschiednen Beobachtern und in verschiednen Gegenden nach dieser Methode gewonnenen Ergebnisse in allen wesentlichen Punkten miteinander in einer wünschenswerten Übereinstimmung stehen.

Als gesichertes Ergebnis der blumenstatistischen Zusammenstellungen kann man zunächst die Feststellung der überall herrschenden Harmonie zwischen Blumeneinrichtungen und Blumenbesuchern, nicht nur im einzelnen, sondern auch zwischen den Blumenklassen und Besucherklassen im allgemeinen, anführen. Diese Harmonie ergibt sich aus einer Gegenüberstellung der Blumenbesuche, welche die 3 Stufen der allotropen, hemitropen und eutropen Insekten an den Blumen der verschiedenen Blumenklassen ausführen. Sehr übersichtlich gestaltet sich der Vergleich, wenn man, dem Beispiel von E. Loew folgend, auch die Blumenklassen in 3 entsprechende Anpassungsstufen zusammenfaßt und als allotrope Blumen die der Blumenklassen *Po*, *A* und *AB* (einschließlich der meisten Arten der Klasse *D*), als hemitrope die der Klassen *B* und *B'*, als eutrope die der Klassen *H* und *F* bezeichnet. Man findet dann z. B. folgende, von Loew berechnete Verteilungsweisen der Besuche auf die verschiedenen Anpassungsstufen in einigen verschiedenen Gegenden.

	von Insekten im allgemeinen % d. Bes.	von allotropen Bestäubern % d. Bes.	von hemitropen Bestäubern % d. Bes.	von eutropen Bestäubern % d. Bes.
I. Im deutschen Tiefland empfingen				
die allotropen Blumen	30,0	70,1 (+40,1)	39,7 (+ 9,7)	8,6 (−21,4)
„ hemitropen „	26,1	19,5 (− 6,6)	39,0 (+12,9)	12,9 (−13,2)
„ eutropen „	34,9	10,4 (−24,5)	21,3 (−13,6)	78,5 (+43,6)
II. Im deutschen Mittelgebirge empfingen				
die allotropen Blumen	50,0	81,9 (+31,9)	37,5 (−12,5)	2,3 (−47,7)
„ hemitropen „	31,4	16,2 (−15,2)	53,8 (+22,4)	30,2 (− 1,2)
„ eutropen „	15,9	1,9 (−14,4)	8,7 (− 7,2)	67,5 (+51,6)

	von Insekten im allgemeinen % d. Bes.	von allotropen Bestäubern % d. Bes.	von hemitropen Bestäubern % d. Bes.	von eutropen Bestäubern % d. Bes.
III. In den Alpen empfingen				
die allotropen Blumen	46,7	80,0 (+33,3)	32,2 (−14,5)	5,2 (−41,5)
„ hemitropen „	35,0	20,0 (−15,0)	53,4 (+18,4)	17,0 (−18,0)
„ eutropen „	18,3	0 (−18,3)	14,4 (− 1,9)	76,9 (+58,6)
IV. Auf den nordfriesischen Inseln empfingen				
die allotropen Blumen	22,5	41,0 (+18,5)	23,0 (+ 0,5)	11,0 (−11,5)
„ hemitropen „	55,0	51,6 (− 3,4)	64,5 (+ 9,5)	41,0 (−14,0)
„ eutropen „	22,5	7,4 (−15,1)	12,5 (−10,0)	48,0 (+25,5)
V. In Illinois (N.-Am.) empfingen				
die allotropen Blumen	40,5	56,0 (+15,5)	38,9 (−1,6)	14,2 (−26,3)
„ hemitropen „	44,1	41,0 (− 3,1)	44,3 (+0,2)	49,9 (+ 5,8)
„ eutropen „	15,4	3,0 (−12,4)	16,8 (+1,4)	35,9 (+20,5)

Hieraus ergibt sich also für die 5 verschiedenen Florengebiete wenigstens insofern ein übereinstimmendes Bild, als im wesentlichen überall die allotropen Blumen von den allotropen Insekten das Maximum des Besuches empfangen, ebenso die hemitropen Blumen von den hemitropen Insekten, die eutropen Blumen von den eutropen Insekten bevorzugt werden. Die in den 3 letzten Längsreihen in Klammern beigesetzten Zahlen geben an, um wieviel jedesmal der Besuch einer Insektenklasse gegenüber dem Gesamtbesuch zurückbleibt (—) oder ihn übertrifft (+); das Vorzeichen + bedeutet also Vorliebe, das Vorzeichen — Abneigung der Besucherklasse gegenüber der Blumenklasse. Man ersieht daraus, daß durchaus die allotropen Insekten eine Abneigung gegen hemitrope und eutrope Blumen zeigen und daß mit einigen kleinen Abweichungen ebenso die hemitropen Insekten Abneigung gegen allotrope und eutrope Blumen, die eutropen Insekten Abneigung gegen allotrope und hemitrope Blumen erkennen lassen.

Eine kräftige Stütze für die Brauchbarkeit der statistischen Methode ergab sich aus den interessanten Aufzeichnungen von E. Loew über den Insektenbesuch einer großen Anzahl von Pflanzenarten verschiedener Herkunft (Europa, Mediterrangebiet, Sibirien, China, Japan, Nordamerika), die im Berliner botanischen Garten im freien Lande kultiviert

wurden, also zum größten Teil den in der Mark einheimischen Insekten fremde Erscheinungen waren und von ihnen nur nach Maßgabe ihrer Augenfälligkeit, Blüteneinrichtung und der dargebotenen Genußmittel, nicht aber infolge einer ererbten Anlage oder Vorausbestimmung aufgesucht werden konnten. Die von Loew gesammelten Beobachtungen wurden mit denen verglichen, die H. Müller unter natürlichen Bedingungen in Westfalen, Thüringen und den Alpen gemacht und als Grundlage seiner Blumenstatistik verwertet hatte, und dieser Vergleich ergab eine überraschende Übereinstimmung der nach zwei so verschiedenen Methoden gewonnenen Ergebnisse. Man ist deshalb zu dem Schluß berechtigt, daß der gegen die Müllersche Statistik oft gemachte Einwurf, sie müsse, weil sie nur die Besuche der Arten, nicht aber die der Individuen zähle, ein unrichtiges Bild für die Verhältnisse der Bestäuberzahlen liefern, sich nicht aufrecht erhalten läßt. Zweifellos konnte festgestellt werden, daß jede Insektengruppe diejenige Blumenkategorie relativ am meisten bevorzugt, für deren Ausnützung sie auch in körperlicher Beziehung am besten ausgerüstet erscheint, ohne daß die von den Insekten geübte Blumenauswahl eine absolut starre wäre. Auch zeigte sich, daß die angewandte Methode, die zugleich ökologisch ist, nicht bloß wie die gewöhnliche Statistik Durchschnittswerte ergibt, die erst bei sehr großer Anzahl der Einzelfälle brauchbar werden, sondern daß sie für das Verhalten einzelner Arten ebenso anwendbar ist, wie für ganze Gruppen von Blumen oder Insekten, daß sie also bereits bei beschränktem Beobachtungsmaterial brauchbare Ergebnisse liefert.

Man würde vielleicht von vornherein, wenn die statistische Methode wirklich zuverlässige Ergebnisse verbürgt, eine noch größere zahlenmäßige Übereinstimmung zwischen Blumen- und Besucherklassen erwartet haben, aber abgesehen davon, daß in diesen Zusammenstellungen eben die Besucher nur gezählt, nicht „gewogen", d. h. ihrer Wichtigkeit nach abgestuft werden können, muß in Betracht gezogen

werden, daß das Verhältnis, in welchem eine bestimmte Insektengruppe eine gewisse Blumenklasse besucht, nicht nur von ihrer Vorliebe für diese abhängt, sondern auch von dem Verhältnis, in welchem die verschiedenen Blumenklassen in einem bestimmten Gebiet vorkommen, ferner von der Zusammensetzung der Insektenfauna des Gebietes, insofern z. B. bestimmte Insektengruppen in überwiegender Menge vorhanden sein können, und endlich von der Jahreszeit, in der die Blumen einer Klasse blühen und die Insekten einer Gruppe ihre Flugzeit haben. Durch Berücksichtigung dieser den Sachverhalt bis zu einem gewissen Grade verdeckenden Einflüsse gelang es Mac Leod im speziellen auf blumenstatistischem Wege den Nachweis für die Blumenauswahl einiger der häufigsten und wichtigsten unter den Gruppen der Blumeninsekten zu erbringen. Dabei kommt er zu den folgenden Ergebnissen: Die Käfer zeigen Vorliebe für Pollenblumen und Blumen mit offen liegendem Nektar, verschmähen dagegen Blumen mit völlig geborgenem Nektar, am meisten Immen- und Falterblumen; die allotropen *Dipteren* zeigen Vorliebe für offene Nektarblumen, verschmähen aber die Immenblumen; die hemitropen *Dipteren* zeigen Vorliebe für Blumen mit teilweise geborgenem Nektar, aber Widerwillen gegen Immenblumen; die kurzrüsseligen Immen vermeiden die Immenblumen; die langrüsseligen Immen verschmähen Blumen mit offen liegendem Nektar und Blumengesellschaften, ziehen dagegen die Immenblumen vor; die Schmetterlinge zeigen Vorliebe für Falterblumen, verschmähen dagegen offene Nektarblumen.

Auch in den verschiedenen Jahreszeiten besucht jede besondere Gruppe von Bestäubern die ihr angepaßten Blumenformen in stärkerem Verhältnis, als es seitens der Gesamtheit der Besucher geschieht. Die Gültigkeit dieses Satzes hat Loew sowohl für Deutschland wie für Nordamerika auf Grund der vorliegenden blumenstatistischen Daten erwiesen. Aus ihnen ließ sich ferner übereinstimmend in beiden Bezirken zeigen, daß das Maximum des Insektenbesuches bei

den allotropen Blumen im Frühjahr, bei den hemitropen im Herbst und bei den eutropen im Sommer stattfindet; und diese Lage der Maxima entspricht einer ökologischen Notwendigkeit, denn ebenso wie im Frühjahr die allotropen, im Sommer die eutropen und im Herbst die hemitropen Insekten vorherrschen, so stehen im Frühjahr die Blumenklassen *A* und *AB* auf der Höhe ihrer Entwicklung, im Sommer folgen die höchst entwickelten eutropen, und im Herbst die hemitropen beide Extreme miteinander verbindenden Blumenklassen. Diese hier nur in allgemeinen Zügen angedeuteten Verhältnisse sind durch Robertson auch in ihrer Anwendbarkeit auf bestimmte Klassen, Familien und Gattungen einerseits der Blumen, anderseits der Insekten geprüft worden, und hierbei ließen sich gewisse regelmäßige Beziehungen zwischen Blühphase und Insektenerscheinungszeit feststellen, die auf eine Beeinflussung der Blütezeit durch die Flugperiode der zugehörigen Blumenbesucher, nicht aber umgekehrt, hindeuten.

Um festzustellen, in welchem Umfang und nach welchen Richtungen der Insektenbesuch durch die Farben der Blumen beeinflußt wird, sind ebenfalls für sehr verschiedene Gegenden statistische Zusammenstellungen gemacht worden; sie haben im allgemeinen die durch H. Müller zunächst für die Alpen gewonnenen Verhältnisse bestätigt, die aus folgenden Zahlen hervorgehen. Von 100 verschiedenartigen Blumenbesuchen kommen

	von	auf hellfarbige Blumen (grünlichgelb, weiß und gelb)	auf dunkelfarbige Blumen (rot, violett und blau)
allotropen Besuchern	Käfern, Neuropteren etc.	78,3	21,7
	Kurzrüssl. Dipteren . . .	85,8	14,2
	„ Hymenopteren	81,2	18,8
hemitropen Besuchern	Langrüssl. Dipteren . . .	67,9	32,1
	Kurzrüssl. Immen	63,8	36,2
eutropen Besuchern	Faltern	43,8	56,2
	Langrüssl. Immen	36,6	63,4

Hieraus geht hervor, daß die dunkelfarbigen Blumen von einer Insektengruppe um so häufiger aufgesucht werden, je mehr die Insekten nach Körperorganisation und Gewohnheiten dem Blumenleben angepaßt sind, daß dagegen die ungeschickten Insekten die hellen Blumenfarben bevorzugen. Im einzelnen sind die Verschiedenheiten in der Farbenwahl der Insektengruppen schon früher bei deren allgemeiner Schilderung mitgeteilt worden.

Erhebliche Verschiedenheiten bestehen, wie allbekannt, zwischen der Zusammensetzung der Blumenflora und der Insektenfauna in verschiedenen Gegenden; die gegenseitigen Beziehungen zu ermitteln, welche in solchen verschiedenen Florengebieten zwischen den Blüteneinrichtungen und den Blumenbestäubern vorhanden sind, ist die Aufgabe eines Zweiges blütenökologischer Forschung, den man als blütenökologische Floristik bezeichnet, und der, auf zahllose Einzeluntersuchungen einer großen Reihe von Forschern sich gründend, durch E. Loew zu einer übersichtlichen zusammenfassenden Darstellung gelangt ist. Die blütenökologische Floristik macht uns mit dem Verhältnis bekannt, in welchem innerhalb eines bestimmten Florengebietes die einzelnen Blumenklassen und Bestäubergruppen vertreten sind, und mit den aus diesem Verhältnis sich ergebenden charakteristischen blütenökologischen Eigentümlichkeiten dieses Gebietes.

Schon das Verhältnis der entomogamen zu den windblütigen Pflanzen zeigt in verschiedenen Florengebieten recht erhebliche Unterschiede, aus denen hervorgeht, daß in der nördlichen gemäßigten Zone — aus anderen Gegenden besitzen wir noch zu ungenügende Beobachtungen — die Zahl der Anemogamen prozentisch zunimmt mit der mehr nördlichen Lage. So beträgt nach meinen Berechnungen für die deutsche Flora (Deutsches Reich, Österreich und die Schweiz) der Anteil der windblütigen Arten an der gesamten Zahl der Blütenpflanzen 18,8 %, indessen auch mit beträchtlichen Verschiedenheiten in den einzelnen Gebieten: in den Alpen ist der Prozentsatz 15,6, in der Umgebung von Stuttgart 22,1, in Schleswig-Holstein 27,0. Für Belgien

(Kempen) wurde die Zahl der Anemogamen auf 31,8 % festgestellt, für Island auf 38 %, Spitzbergen 37 %, Nowaja-Semlja 32,4 %, Grönland 34,3 %. Nordamerika (Illinois) weist die (wahrscheinlich zu hohe) Zahl von 31 % windblütiger Arten auf, und auffallend groß ist ihr Anteil an der Zusammensetzung der Phanerogamenflora von Inseln, wie den nordfriesischen mit 36,25 % und den Halligen mit 47,3 % Anemogamen. Durchaus im Einklang mit diesen Zahlen steht die Tatsache der Abnahme der Artenzahl von blumenbesuchenden Insekten im hohen Norden und auf windreichen Inseln, eine Abnahme, die übrigens nie so weit geht, daß sich für die der Allogamie bedürftigen Pflanzen nicht die erforderlichen Bestäuber einfänden.

Eben so große Verschiedenheiten zeigen sich in der Vertretung der einzelnen Blumenklassen und Bestäubergruppen in verschiedenen Florenbezirken, überall aber hat sich, soweit unsere Erfahrungen reichen, wieder eine Harmonie zwischen den aufeinander angewiesenen Organismengruppen erkennen lassen. Einige Zahlen mögen zunächst den Anteil der Blumenklassen an der Summe der Entomogamen überhaupt in einigen verschiedenen Gebieten zeigen, wobei zu bemerken ist, daß diese, wie auch die vorher mitgeteilten Zahlen keinen Anspruch auf absolute Genauigkeit machen können, weil nicht selten die Abgrenzung der Arten unsicher ist, und vielfach die Zuweisung blütenökologisch noch mangelhaft untersuchter Arten nach Wahrscheinlichkeitsgründen vorgenommen werden mußte. In Prozenten der insektenblütigen Pflanzen betragen

	die Blumenklassen							
in	Po	A	AB	B	B'	H	F	O[1])
Deutschland	7,9	12,0	23,4	8,4	19,1	24,5	4,5	
den Alpen	2,6	12,5	23,2	13,0	19,6	20,3	8,1	
Belgien	8,6	15,1	19,7	14,0	16,4	23,7	2,2	
den Pyrenäen	4,6	13,0	17,2	14,1	18,4	27,9	4,6	
arktischen Gegenden	1,4	55,6		25,5		14,2	3,5	
dem Kapland	7,0	9,4	9,0	16,8	17,6	35,7	3,5	2,0
den antarktischen Inseln	3,2	9,6	24,2	25,8	16,1	19,3	0	1,6

[1]) d. h. Ornithogame (von Vögeln bestäubte).

Bei einem Vergleich der alpinen Verhältnisse mit denen der deutschen Ebene kam H. Müller zu dem Schluß, daß in den Alpen der geringeren Anzahl von Blumenarten zwar auch eine geringere Zahl von Besucherarten gegenübersteht, daß aber die Alpenpflanzen verhältnismäßig nicht weniger von Insekten besucht und gekreuzt werden können als die der Ebene. Da aber die Alpenpflanzen eine kürzere, vielfach durch Wetterungunst gestörte Vegetationszeit haben, so ist es sehr leicht verständlich, daß, wie statistisch nachweisbar ist, innerhalb der alpinen Hochregion die Zahl der autogamen Blumeneinrichtungen steigt. In der Insektenwelt der Alpen nehmen die *Hymenopteren* mit zunehmender Höhe in sehr starkem Grade relativ ab: während sie im Tieflande mehr als die Hälfte aller Blumenbesucher ausmachen, bilden sie auf den Alpen überhaupt noch nicht ein Viertel, auf den Hochalpen noch nicht ein Fünftel des Insektenbesuches. Dies gilt insbesondere von den für die Bestäubung so wichtigen Immen mit Ausnahme der Hummeln, welche in den Alpen häufiger sind als in der Ebene. Umgekehrt wie die *Apiden* nehmen die Falter in den Alpen auffällig zu: sie bilden in der subalpinen Region 26,1, in der alpinen 30,7 % aller blumenbesuchenden Insekten und haben deshalb an den Besuchen aller Blumenklassen einen viel größeren Anteil als im Tieflande; dies besonders im Vergleich mit den Besuchen der langrüsseligen Immen. Auf den großen Einfluß der Falter, unter dem die Alpenblumen stehen, weist nicht nur das Überwiegen der blauen und roten über die gelben und weißen Blumen, sondern auch das häufige Vorkommen von Übergängen zwischen Hummel- und Falterblumen in den Alpen hin, welches doch wohl einen Zusammenhang zwischen dem Falterreichtum und der stärkeren Ausprägung von Falterblumen wahrscheinlich erscheinen läßt.

In den Pyrenäen sind nach den Untersuchungen von J. Mac Leod die Falter verhältnismäßig weniger, die allotropen und hemitropen Besucher reichlicher vertreten als in den Alpen, während die Verhältniszahl der langrüsseligen

Immen in beiden Gebirgen fast gleich ist. Auch sind die allotropen Blumen zahlreicher, die Falterblumen spärlicher, die Immenblumen nur unwesentlich zahlreicher als in den Alpen; für die hemitropen Blumen ist das Verhältnis noch nicht sicher.

Das skandinavische Hochgebirge weist eine auffallende Armut an Blumenbesuchern auf, denen der kurze Sommer, der kalte Wind und die häufigen Regentage ungünstig sind; die Anlockungsmittel der Blumen, wie Intensität der Färbung, Größe der Kronen und Duft, sind im Vergleich zum Tieflande verstärkt. Ein Gleichgewichtszustand zwischen den Blumen und ihren Bestäubern ist auch hier vorhanden, und wenn im Vergleich zu den hochalpinen Pflanzen eine deutliche Abnahme der allogamen Blumeneinrichtungen (um ca. 10 %) und eine noch stärkere Zunahme von Autogamie (um ca. 15 %) festgestellt wurde, so folgt daraus noch keineswegs, daß diese Erscheinung als Folge von unzureichendem Insektenbesuch aufgefaßt werden muß. Eine noch bedeutend größere Insektenarmut und eine noch geringere Zahl allogamer Blüteneinrichtungen tritt uns in Grönland entgegen, dessen Reichtum an windblütigen Pflanzen schon früher erwähnt wurde. In der Ausbildung von Anlockungsmitteln, auch im Verhältnis der Blumenfarben ist gegenüber der mitteleuropäischen Flora ein Unterschied nicht wahrzunehmen; unter den Blumenklassen überwiegen die mit offen liegendem und mit halb verborgenem Nektar, unter den besuchenden Insekten die der ersteren Blumenklasse am meisten entsprechenden *Dipteren.* Aus der großen Anzahl von autogamen Pflanzen (42 %) Grönlands hat Warming auf einen ungenügenden Insektenbesuch geschlossen, und damit auch die reichliche vegetative Vermehrung vieler allogamen Arten in Zusammenhang gebracht, allein es ist doch zu bedenken, daß der Insektenarmut Grönlands etwa im Vergleich mit den Alpen auch eine entsprechende Armut an Blumenarten gegenübersteht; man kann deshalb sehr wohl auch zu dem Schluß kommen, „daß in den arktischen Gebieten die Zahl der blumenbesuchen-

den Insektenarten und -Individuen nur bis zu derjenigen unteren Grenze abnimmt, bei welcher die dauernde Erhaltung der auf Insektenbesuch angewiesenen Pflanzen gerade noch möglich ist" (Loew).

Für Belgien (Kempen) hebt Mac Leod als charakteristisch die Armut an Blumeninsekten und den hohen Prozentsatz von Anemogamen hervor, den er auf den Reichtum an Gewässern und die Menge der Niederschläge jener Gegend zurückführt, wodurch die Entwicklung hygrophiler Familien begünstigt wird, unter denen gerade die artenreichsten, wie die *Potamogetonaceen*, *Cyperaceen* und *Junaceen*, windblütig sind.

Die hiermit gegebenen Beispiele mögen genügen, um einzelne Züge anzudeuten, durch welche sich verschiedene Florenbezirke in blütenökologischer Beziehung kennzeichnen lassen. Sie würden an Mannigfaltigkeit bedeutend gewinnen, wenn wir außereuropäische Länder und besonders tropische Gegenden, in denen ornithogame Pflanzen zu den bei uns vertretenen Blumenklassen hinzutreten, in den Kreis unserer Betrachtungen einbeziehen wollten. Einiges, für Nordamerika sogar reiches Beobachtungsmaterial läge wohl vor, im ganzen aber bietet die blütenökologische Floristik nicht nur fremder Länder, sondern auch unserer heimatlichen Gegenden noch eine große Menge dankbarer Aufgaben für den Beobachter dar.

KAPITEL XV.

DIE URSACHEN DER GEGENSEITIGEN ANPASSUNG VON BLUMEN UND INSEKTEN.

Blicken wir auf die unerschöpfliche Mannigfaltigkeit bald einfacher, bald aber verwickelter und kunstreicher Blüteneinrichtungen zurück, deren hauptsächlichste Typen geschildert worden sind, und vergegenwärtigen wir uns, in welch wundervoller Weise alle jene Blumenmechanismen von den dafür geeigneten Insekten aufgesucht, in Tätigkeit gesetzt und zu einer ebenso für das Insekt wie für die Blume nutzbringenden Wirkung gebracht werden, so wird wohl als eines jeden Unbefangenen erstes Gefühl die uneingeschränkte Bewunderung für die Harmonie und Vollkommenheit dieser Zusammenhänge erweckt werden, die uns an einem im ganzen leicht zugänglichen Punkte des Naturganzen in dessen Getriebe einen tiefen und überraschenden Blick tun lassen. Im Pflanzenreiche kennen wir wenige Anpassungen von solcher Deutlichkeit und hohen Ausbildung, wie die der Blumen an Insekten, die in vielen Fällen bis zur völligen Abhängigkeit gewisser Pflanzenarten in ihrem dauernden Bestehen von der Hilfe bestimmter Insekten bei ihrer Bestäubung geht, sowie umgekehrt viele Insekten in ihrer Existenz an das Vorhandensein von Blumen gebunden sind. Auch einzelne Insektengruppen besitzen, die einen mehr, die anderen weniger deutliche und weitgehende körperliche und geistige Ausrüstungen zur Ausbeutung der in den Blumen enthaltenen Nahrungsstoffe; wir dürfen deswegen das Verhältnis dieser Insekten und Blumen zueinander als das einer gegenseitigen ökologischen Anpassung bezeichnen.

Machen wir aber von dem naiven Standpunkt der Bewunderung einen Schritt weiter vorwärts, und suchen wir uns eine Vorstellung davon zu bilden, auf welchem Wege und durch welche Kräfte diese Anpassungen zustande gekommen sein mögen, so treten uns viele Schwierigkeiten entgegen, welche eine unzweideutige Beantwortung jener Fragen nicht gestatten, sondern uns auf das Gebiet der Hypothesen verweisen und je nach dem Stande unserer naturwissenschaftlichen Erkenntnis zu verschiedenen Lösungsversuchen führen mußten.

So ist es im Grunde nicht verwunderlich, daß Ch. C. Sprengel, wenn es ihm geglückt ist, die Einrichtung einer Blume zu enträtseln und ihre Befruchtung durch Insekten zu beobachten, seiner Bewunderung für den „großen Urheber der Natur" und für die von ihm an den Tag gelegte Güte und Weisheit lebhaften Ausdruck zu geben pflegt, daß er sich dabei beruhigt, die Zweckmäßigkeit und Vollendung der Werke des „Blumenschöpfers" kennen zu lernen und zu verehren, daß er die Natur oder ihren Schöpfer als ein nach Menschenart denkendes und handelndes Wesen betrachtet, welches bei den Blumenschöpfungen bestimmte Absichten und Zwecke zu verwirklichen strebt.

Ebenso verständlich ist aber, daß in der Zeit, als die Blumentheorie nach siebzigjähriger Ruhe wieder in Angriff genommen wurde, dieser naive Standpunkt Sprengels wenig Gnade fand. Denn wie alle Zweige der biologischen Wissenschaften, so wurde jetzt auch die Blütenökologie im Zeichen der von Darwin begründeten Selektionslehre weiter entwickelt. Unter den Forschern, die sich durchweg auf den Boden des Darwinismus stellten, ist weitaus in erster Reihe der von uns oft angeführte, hochverdiente Hermann Müller zu nennen, der mehrfach eine geschlossene Darstellung seiner Anschauungen über die Entstehung der Blumeneinrichtungen und der Anpassungen der Blumeninsekten durch natürliche Zuchtwahl gegeben hat. In der richtigen Erkenntnis, daß die Bedingung für die Herausbildung von Anpassungen an den Blumen in der Variabilität der Blütenorgane

gegeben sein muß, hat Müller große Sorgfalt darauf verwendet, die Veränderlichkeit des Blütenbaues, der Blumenfarben und der Geschlechterverteilung in den Blüten eingehend nachzuweisen. Für das Variieren der Größe gefärbter Blütenhüllen hat er folgende, von seinem Standpunkt aus gedeutete Übersicht der sehr zahlreichen Einzelfälle im Zusammenhang mit der Geschlechterverteilung gegeben.

I. An einigen Stöcken derselben Species treten Blumen mit größeren, an anderen Stöcken solche mit kleineren Blütenhüllen auf.

A. In beiderlei Blumen gestaltet sich die Bestäubungseinrichtung verschieden

1. Wenn in der Blüte das Angebot von Genußmitteln die Nachfrage überwiegt, so entstehen großblumige für Kreuzung eingerichtete, und kleinblumige sich selbst befruchtende Stöcke, die sich zu Subspecies und Species ausprägen können.

2. Die Nachfrage von Genußmitteln überwiegt das Angebot; dann sind folgende Fälle beobachtet.

a) Kreuzung ist durch Protandrie gesichert, Autogamie ausgeschlossen. Es entstehen neben großblumigen protandrischen kleinblumige rein weibliche Stöcke, oder als lokale Abänderung neben beiden noch großblumige rein männliche.

b) Kreuzung ist bei zeitig eintretendem Insektenbesuch durch Protandrie gesichert, bei ausbleibendem Insektenbesuch erfolgt Autogamie. Es entstehen neben den großblumigen zwitterblütigen protandrischen großblumige männliche und kleinblumige weibliche Stöcke, oder, bei nachträglicher Steigerung des Insektenbesuches, verschwinden die zwitterblütigen protandrischen Stöcke, und es bleiben nur die aus ihnen hervorgegangenen großblumigen männlichen und klein-

blumigen weiblichen oder auch mehrere Abstufungen beider. Hieraus entstehen schließlich großblumige männliche und kleinblumige weibliche Stöcke, in deren eingeschlechtigen Blüten jede Spur des andern Geschlechts verschwunden ist.

c) Blüten homogam, der Autogamie ausgesetzt. Es entstehen großblumige männliche und kleinblumige weibliche, bald mit Rudimenten des anderen Geschlechtes in den eingeschlechtigen Blüten, bald ohne solche, oder neben beiden bleiben Stöcke mit homogamen Zwitterblüten bestehen oder treten durch Rückschlag wieder auf.

B. In den kleinblumigen Stöcken wird nur die Zahl der Staubblätter vermindert. Es entstehen großblumige staubblattreichere, und kleinblumige staubblattärmere Stöcke, die sich zu Arten und Gattungen ausprägen können.

II. Großhüllige und kleinhüllige Blumen an demselben Stocke.

A. Das Angebot von Genußmitteln überwiegt die Nachfrage. Es entstehen neben großen, sich öffnenden, der Kreuzung dienenden Blumen kleine, geschlossen bleibende, ausschließlich der Selbstbestäubung dienende Blüten.

B. Die Nachfrage nach Genußmitteln überwiegt das Angebot.

1. Kreuzung ist völlig gesichert und Selbstbefruchtung ausgeschlossen; neue Blumenformen treten nicht auf.

a) Insektenbesuch stets überreichlich. Es entstehen einhäusige Pflanzen mit großhülligen weiblichen und kleinhülligen männlichen Blumen.

b) Insektenbesuch zwar im ganzen überreichlich, bisweilen jedoch spärlich. Es entstehen entweder einhäusige Pflanzen mit großhülligen männlichen und kleinhülligen weiblichen Blumen, oder es bleiben neben beiden noch homogame Zwitterblüten erhalten.

Die Variationen in der Farbe der Blumen sind so bekannt, auch so leicht und häufig zu beobachten, daß an dieser Stelle nur darauf hingewiesen zu werden braucht, und die Veränderlichkeit der Geschlechtseinrichtungen ist ebenfalls durch zahlreiche Beobachtungen festgestellt, ab und zu in der vorhergehenden Einzeldarstellung auch bereits erwähnt worden. Dahin gehört z. B. ein Schwanken zwischen Dichogamie und Homogamie sowie zwischen Protandrie und Protogynie, ferner zwischen Autogamie und Allogamie bei Zwitterblumen, das Auftreten von Homostylie neben normaler Heterostylie, das häufige Vorkommen der Polygamie in ihren mannigfachen, früher (im II. Kapitel, S. 25f.) geschilderten Formen, usw.

Diese Abänderungen der Blumen liefern nach der Anschauung von H. Müller das Material für die in der Natur erfolgende Zuchtwahl, bei der die Auslese durch die Tätigkeit der Blumeninsekten erfolgt. Sie bezeichnet Müller geradezu als „unbewußte Blumenzüchter", indem sie bei ihrem Besuch Blumen mit solchen Abänderungen bevorzugen und infolge dessen befruchten und erhalten, welche irgendeine dem Insekt nützliche oder angenehme Eigenschaft in weiter gehender Ausbildung aufweisen. Er faßt seine Betrachtungen dahin zusammen, daß alle Entomogamenblumen Produkte der kombinierten Wirkung zweier verschiedenen Züchtungsarten seien: die unmittelbar nur den besuchenden Insekten nützlichen Eigenschaften der Blumen, wie bunte Farben, Düfte, Obdach, Genußmittel, sowie einerseits deren Schutz gegen unberufene Gäste und Wetterungunst, anderseits deren Mittel zur Erleichterung der Ausbeutung durch die berufenen Gäste, seien hauptsächlich durch die Blumen-

wahl der Insekten, alle unmittelbar nur der Pflanze nützlichen Eigenschaften der Blumen, wie Sicherung der Allogamie bei eintretendem, Sicherung der Autogamie bei ausbleibendem Insektenbesuch, Schutzmittel der Geschlechtsorgane gegen Wetterungunst und Feinde, durch eine von der Wahl der Insekten unabhängige Naturauslese gezüchtet worden; die sowohl Blumen wie Insekten nützlichen Eigenschaften seien das Produkt der kombinierten Wirkung beider Züchtungsarten. Im besonderen stellt Müller die Ergebnisse seiner Schlußfolgerungen etwa folgendermaßen dar. Die ursprünglichsten Blumen sind größtenteils (mit Ausnahme z. B. von *Salix*) einfach, offen, aktinomorph und einer gemischten Gesellschaft verschiedenartigster Besucher ausgesetzt gewesen; diese haben sich nur auffallende Farben, Düfte und Nektar zu züchten vermocht. Aus der ursprünglichen gemischten Gesellschaft von Blumenbesuchern sind durch eine den übrigen Blumengästen antipathische Geschmacksrichtung die Fäulnisstoffe liebenden *Dipteren*, durch besondere Befähigung zur Bearbeitung gewisser Blumenabänderungen Schmetterlinge, Grabwespen, Faltenwespen, Immen und Schwebfliegen als spezielle Blumenbesucher und Blumenzüchter hervorgetreten. Die Fäulnisstoffe liebenden *Dipteren* haben sich „Ekelblumen" gezüchtet, die von anderen Insekten verabscheut werden; der Naturzüchtung ist hauptsächlich die Dummdreistigkeit der *Dipteren* zustatten gekommen, sie hat zur Ausbildung der Kesselfallen-, Klemmfallen- und Täuschblumen geführt. Was die Anpassungen der Blumeninsekten an die Gewinnung von Blumennahrung im übrigen betrifft, so sind aus dem gemischten Kreise der in ihrer Geschmacksrichtung annähernd übereinstimmenden Blumengäste allmählich langrüsseligere, einsichtigere und geschicktere hervorgegangen und haben sich für dümmere, kurzrüsselig gebliebene Gäste unauffindbaren oder unerreichbaren Nektar, Safthalter, Saftdecken und Saftmale gezüchtet. Aus diesem gewählteren Kreise konnten sich als selbständige Blumenzüchter die Schmetterlinge wegen der Dünnheit,

unter ihnen die Schwärmer wegen der Länge ihres Rüssels absondern; sie züchteten sich die engröhrigen Falterblumen und langröhrigen Schwärmerblumen, bei denen der würzige Wohlgeruch dem ausgeprägten Geruchssinn, die liebliche Farbe dem Farbensinn der Falter entspricht. Die Grabwespen haben sich Blumen gezüchtet, die ein Auseinanderzwängen eng zusammenschließender Teile oder ein Hineinkriechen in Höhlen oder andere nur Höhlengräbern eigene Bewegungen erfordern und dadurch den meisten andern Blumenbesuchern unzugänglich waren; später sind aber die Immen in den vollen Mitbesitz der Grabwespenblumen eingetreten und haben die meisten zu Immenblumen weitergezüchtet. Die Faltenwespen vermochten sich wegen ihrer Bewaffnung mit Stacheln und beißenden Kiefern in den Alleinbesitz gewisser nektarreichen und mit weiter Öffnung versehenen Blumen zu setzen und sie ihrer Fähigkeit und Neigung entsprechend weiter zu züchten; ihre Züchtungsprodukte werden aber an wespenärmeren Orten auch von anderen Insekten ausgebeutet. Die hervorragendste Rolle als Blumenzüchter haben in der einheimischen Blumenwelt die Immen als die der Blumennahrung bedürftigsten, arbeitsamsten und geschicktesten blumensteten Insekten gespielt; sie haben die zahlreichsten, mannigfachsten und am speziellsten ausgearbeiteten Blumenformen hervorgebracht, deren sachgemäße Behandlung zum großen Teil die Ausführung derselben Bewegungen erfordert, welche die Immen bei ihrem Brutversorgungsgeschäft auszuüben ererbt und erlernt haben. Endlich ist es auch einigen nicht besonders nahrungsbedürftigen Schwebfliegen gelungen, einige Blümchen von zierlichem, ihnen speziell angepaßtem Blütenmechanismus zu züchten.

Selbstverständlich kann, wie auch Müller zugibt, die Naturauslese und die Blumenauswahl der Bestäuber keine Abänderungen hervorrufen, sondern nur Abänderungen, die aus anderen Ursachen hervorgegangen sind, zur Herrschaft bringen. Über die Ursachen von Abänderungen an den Blüten läßt uns die Müllersche Hypothese im unklaren,

und die bekannten Einwände, die der Darwinschen Theorie so häufig entgegengehalten werden, namentlich daß die Abänderungen erst auf einer bedeutenden Höhe ihrer Ausbildung den Organismen von Nutzen sein können, und man sich also ihre Entstehung und Erhaltung als Zwischenstufen im unvollkommenen Zustand nicht als möglich vorzustellen vermöge, sind in ihrer Anwendung auf die Blüteneinrichtungen von ganz besonderem Gewicht. Nur im Zusammenwirken aller einzelnen Teile eines Blumenmechanismus mit Präzision und Sicherheit liegt die Möglichkeit, den nützlichen Erfolg, nämlich den Eintritt der Fremdbestäubung beim Besuch der normalen Bestäuber, zu erzielen; alle vorbereitenden, aber noch unvollkommenen Vorstufen dieses Zustandes können wir uns ohne Zuhilfenahme neuer und gezwungener Hypothesen nicht als widerstandsfähig im Kampfe ums Dasein denken.

So stellt sich denn auch A. von Kerner, dessen Ansichten über die Entstehung der Blumenformen sich im übrigen denen Darwins nähern, ohne mit ihnen übereinzustimmen, das Auftreten von Abänderungen an den Blüten nicht als unmerkliches, erblich werdendes und im Laufe der Generationen sich summierendes Variieren, sondern als unvermittelte Umbildung, etwa wie bei teratologischen Vorkommnissen, vor; die von ihm vorausgesetzten Abänderungen entsprechen also den sprungweisen Variationen, die später von H. de Vries als Mutationen bezeichnet worden sind.

Eine Mittelstellung zwischen darwinistischer und teleologischer Naturauffassung nimmt die Anschauung des ausgezeichneten italienischen Forschers F. Delpino ein. Er steht zwar auf dem Boden der Deszendenzlehre und erkennt die Abstammung der Arten, Gattungen und Familien von früheren Stammformen an, verwirft aber die Annahme einer allmählichen Umgestaltung derselben durch die ausschließliche Wirkung mechanischer Ursachen oder durch natürliche Auslese und denkt sich vielmehr die Organisation einem Prinzip unterworfen, nach dem sie sich zweckmäßig

und einer bestimmten biologischen Idee entsprechend umformen. Die Ursachen, die nach seiner Auffassung die Form der Organismen im allgemeinen bestimmen, sind entweder erbliche oder ökonomische, d. h. nach dem Gesetz der Kompensation, der Arbeitsteilung, der Ersparnis von Stoff, Kraft und Zeit, sowie nach dem Vervollkommnungsgesetz wirkende oder drittens mechanische, d. h. nach den physikalisch-chemischen Gesetzen tätige. Die erste und letzte Gruppe dieser Ursachen wirken mit Notwendigkeit, die ökonomischen oder eigentlich biologischen Faktoren erscheinen als Verwirklichung eines tätigen, freien und selbständigen Prinzipes. Infolge der gegenseitigen Einwirkung dieser Ursachen aufeinander bilden die Arten der Organismen ebensoviele eigentümliche und spezifische Gleichgewichtszustände von verschieden großer Beharrlichkeit. Vollkommen stabil sind sie niemals, wie sich aus der ungleichen Zeitdauer und der verschiedenen räumlichen Ausdehnung der Arten ergibt. Für das einzelne Individuum sind die erblichen Ursachen insofern unveränderlich, als eine Einwirkung auf die erblichen Merkmale nach ihrer Übertragung auf die Nachkommen ausgeschlossen ist. Dagegen sind die mechanischen Ursachen unendlich wechselnd: allein schon die Aussäung bringt für jedes Individuum eine gewisse Änderung der mechanischen Einflüsse unvermeidlich mit sich, und daraus folgt für jedes Individuum die Notwendigkeit, seinen Organismus im Einklang mit diesen Veränderungen anzupassen, also eine Störung des Gleichgewichtes; entweder geht das Individuum zugrunde oder es stellt einen den neuen Bedingungen entsprechenden Gleichgewichtszustand dar. Unendlich wechselnd sind auch die ökonomischen Ursachen, oder genauer, der Kampf zwischen den einzelnen dieser Faktoren kann sich in unendlich mannigfacher Form darstellen; auch hier bringt jede Änderung eine Störung des früheren Gleichgewichtszustandes und den Eintritt eines neuen mit sich. Durch diese verschiedenen zusammenwirkenden oder einander bekämpfenden Faktoren wird auch

nach Delpinos Anschauungen jenes variierende Material in der Natur geliefert, über dessen Weiterbestehen dann die Zuchtwahl entscheiden könnte. Dies anzunehmen ist Delpino indessen nicht geneigt. Er sieht die primäre Ursache des Variierens in einer inneren Veranlagung des Organismus selbst, der, mit einem gewissen Grad von Willen, Einsicht und zweckmäßigem Handeln begabt, nach bestimmten Zielen gerichtete biologische Gewohnheiten mehr und mehr ausbildet und sie vererbt, und der infolge unbekannter Verkettungen von Ursache und Wirkung seine Organanlagen allmählich, jenen Zielen entsprechend, in eine Reihe von auseinander hervorwachsenden Formen, d. h. Arten umgestaltet.

Die moderne Weiterentwicklung des Darwinismus, die allerdings noch keine Übereinstimmung der Meinungen herbeizuführen vermocht hat, nähert sich in vielen wesentlichen Punkten den Annahmen Delpinos, indem sie sehr verschiedene Ursachen der Variabilität anerkennt, die Neubildung von Formen aber nicht ausschließlich als Ergebnis einer Selektion unter den Abänderungen ansieht. Als Abänderungen der Organismen, die für die Neubildung von Arten in Betracht kommen, ist man jetzt im Gegensatz zu der ursprünglichen darwinistischen Anschauung nur solche geneigt gelten zu lassen, die einerseits sogleich bei ihrem Auftreten eine Rolle im Leben des Organismus spielen und anderseits vererbt werden; man nennt sie Mutationen. Auch neigt man immer mehr dazu, der „direkten Bewirkung" einen großen Einfluß auf die Neubildung von Formen einzuräumen, d. h. anzunehmen, daß der Organismus, der die Fähigkeit besitzt, auf Veränderungen der Lebensbedingungen zu reagieren und sich ihnen anzupassen, auch imstande ist, solche erworbene Anpassungen auf seine Nachkommenschaft zu vererben. Beide Ansichten führen naturgemäß dazu, die Bedeutung der natürlichen Auslese mehr in den Hintergrund treten zu lassen.

So hat uns die Frage nach den Ursachen der Veränderlichkeit der Merkmale der Blumen und der Entstehung neuer,

allmählich ihren Bestäubern immer vollkommener angepaßten Blumeneinrichtungen mitten in den Widerstreit der Meinungen geführt, in dem wir heute den Ausbau und die Weiterentwickelung der Darwinschen Theorie sich vollziehen sehen. Und eine Betrachtung der Ausrüstungen der Blumeninsekten, die Frage nach den Ursachen der Entstehung ihrer Anpassungen an die Ausbeutung der Blumen hätte uns an denselben Punkt geführt. Als gewiß dürfen wir ansehen, daß eine rein mechanische Erklärung für die Entstehung der gegenseitigen Anpassungen von Blumen und Insekten, wie sie H. Müller mit großem Scharfsinn versucht hat, das Rätsel nicht zu lösen imstande ist, sondern daß in den Organismen selbst liegende Kräfte, mögen sie als „Vervollkommnungstrieb", als „Empfinden eines Bedürfnisses" und „zweckmäßiges" Reagieren darauf oder anders bezeichnet werden, mitwirkend in Tätigkeit treten. Hypothesen, welche rein mechanische Ursachen als unzureichend für die Erklärung der Neubildung von Formen der Organismen ansehen, als „teleologisch" und deshalb unwissenschaftlich abzutun, ist so lange nicht am Platze, als die Erscheinungen des Lebens einer physikalisch-chemischen Erklärung noch spotten.

KAPITEL XVI.

HYPOTHESEN ÜBER DIE ENTSTEHUNG DER BLUMEN.

Die Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen und über den daraus zu erschließenden Verwandtschaftsgrad der einzelnen Pflanzengruppen miteinander, wie er in der Deszendenzlehre zum Ausdruck kommt, haben zu dem sicheren Ergebnis geführt, daß diejenigen Pflanzengruppen, deren Geschlechtsorgane sich zu „Blumen" zusammenordnen, von verhältnismäßig geringem Alter sind, wie sie auch die am höchsten entwickelten Pflanzen, gewissermaßen die Krone am Stammbaum des Pflanzenreiches darstellen. Die Blütenpflanzen haben sich, auch darüber herrscht Übereinstimmung, aus gewissen Gruppen der höchststehenden Kryptogamen, der sog. Gefäßkryptogamen herausentwickelt, bei denen sogar schon Zusammenordnungen sporangientragender Blätter (Sporophylle) vorkommen, die die Bezeichnung einer Blüte verdienen würden, wenn man nicht nach altem Gebrauch diesen Namen für die Phanerogamen (Blüten- oder Samenpflanzen) vorbehielte.

Die ältesten und primitivsten, in vieler Hinsicht den Gefäßkryptogamen noch nahestehenden Blütenpflanzen sind die *Gymnospermen*, eine Pflanzenabteilung, welcher von jetzt noch lebenden Gruppen die *Cycadeen*, die *Coniferen* und die *Gnetaceen* angehören, während zahlreiche Gattungen, Familien und selbst Klassen längst ausgestorben sind und uns nur fossile Reste als Zeugen ihrer früheren Existenz zurückgelassen haben. Aber die noch lebenden *Gymnospermen* gestatten, uns eine wohlbegründete Vorstellung davon zu bilden, auf welchem Wege aus den Makro- und Mikro-

sporangien tragenden Blättern der Gefäßkryptogamen sich Fruchtblätter mit Samenanlagen und Staubblätter mit Pollensäcken ausbildeten, und in welchen Wandelungen die Befruchtung einer Eizelle durch ein mit eigener Bewegung ausgestattetes Spermatozoid ersetzt wurde durch die Zuleitung einer männlichen zur weiblichen Zelle vermittelst des aus dem Pollenkorn auskeimenden Pollenschlauches — mit anderen Worten, wie die Ausbildung der primitivsten Blüten vor sich ging. Die ältesten, von der Paläontologie nachgewiesenen *Gymnospermen*, die längst ausgestorbenen *Cordaitaceen*, treten bereits im Devon auf und ziehen sich durch die Steinkohlenformation bis ins Rotliegende; zum Teil ebenfalls schon im Devon, zum Teil in der Steinkohlenformation zuerst nachweisbar sind die *Cycadeen* und *Coniferen*, deren Nachkommen in der Gegenwart noch leben, und ähnlich scheint es sich mit den ebenfalls noch in unsere Zeit hereinragenden *Gnetaceen* zu verhalten; die *Gymnospermen*-Klasse der *Bennettitaceen* dagegen findet sich nur von der Trias bis zur Kreide. Alle diese Pflanzen haben, und auch ihre ausgestorbenen Vorfahren hatten, soweit die Urkunden der Paläontologie uns über sie berichten, einfach gebaute, eingeschlechtige Blüten, welche auf die Bezeichnung Blumen noch keinen Anspruch erheben können, und fast alle waren und sind anemogam. Nur in der Klasse der *Gnetaceen* lassen alle drei jetzt noch lebenden Gattungen eine Fortentwicklung in der Richtung nach der Ausbildung von Blumen erkennen. Ihre Blüten sind nicht mehr nackt, sondern mit einer allerdings wenig augenfälligen grünlichen, gelben oder rötlichen, aus zwei oder vier kleinen Blättern bestehenden Blütenhülle versehen, und es werden bei ihnen Anfänge einer gewissen Zwittrigkeit der Blütenstände bemerkbar, insofern als in einzelnen Fällen Blütenstände mit seitlichen männlichen und gipfelständigen weiblichen Blüten auftreten — möglicherweise eine Vorstufe der Zwitterblütigkeit der typischen *Angiospermen*. Auch einen Übergang von der Windblütigkeit zur Entomogamie können wir in

dieser Pflanzengruppe feststellen; denn der Pollen wird, wie ich für *Ephedra* gezeigt habe, in spärlicher Menge hervorgebracht, ist nicht staubartig trocken, sondern zusammenhängend, und die Pollenkörner tragen an ihrer Oberfläche eine Skulptur aus Längsleisten, ferner wird der bei den übrigen *Gymnospermen* zum Festhalten des vom Winde herbeigebrachten Pollens von der Mikropyle abgesonderte Wassertropfen durch seinen Gehalt an Rohrzucker bei den *Gnetaceen* zu einem Nektartropfen, der Insektenbesuch herbeiführt.

Erheblich später als die *Gymnospermen* treten in der Entwickelungsgeschichte des Pflanzenreiches die *Angiospermen* auf; sie sind von der unteren Kreide an nachzuweisen, in der in Amerika bereits im Neocom die Anfangstypen von *Dikotyledonen* nachgewiesen sind, während sich in Europa erst in Cenoman *Angiospermen* finden; dann entwickeln sie sich in der jüngeren Kreidezeit und besonders im Tertiär zu einer außerordentlichen Mannigfaltigkeit von Formen, die in einem merkwürdigen Gegensatz zu der Einförmigkeit steht, welche die *Gymnospermen* während der langen Zeit ihrer Ausbildung und ihrer Vorherrschaft in der Vegetation beibehalten. Obwohl eine direkte Abstammung der *Angiospermen* von irgendeiner der genannten *Gymnospermen*-Klassen nicht wahrscheinlich ist, sondern sie durch uns unbekannte Mittelstufen mit den höchstentwickelten Gefäßkryptogamen verbunden gewesen sein mögen, ist doch die Annahme gerechtfertigt, daß ihre Vorfahren in der Einfachheit des Blütenbaues und in der Anemogamie mit den *Gymnospermen* übereingestimmt haben werden. Dies alles, wie auch der Umstand, daß diejenigen *Dikotylen* - Familien, die man auf Grund ihrer morphologischen Eigenschaften allgemein als die primitivsten auffaßt und die zugleich auch ein hohes geologisches Alter besitzen, wie die *Amentaceen*, in der Eingeschlechtigkeit und Anemogamie ihrer Blüten mit den *Gymnospermen* übereinstimmen, stützt die Ansicht, daß die Windblütigkeit die niederste Stufe der Blüteneinrichtungen

darstellt und aus ihr sich allmählich der ganze Reichtum der entomogamen (und ornithogamen) Blumen herausgebildet hat.

Von den windblütigen Vorfahren wurden schon verschiedene Eigenschaften der Blüten auf ihre Nachkommenschaft vererbt, die für die Ausbildung von Insektenblütigkeit von großem Wert waren. Die Produktion von reichlichem Pollen in den Antherenfächern brachte von selbst ein Zurücktreten oder Verschwinden der grünen Farbe und dafür meist eine lebhafte Gelbfärbung der männlichen Blüten mit sich, also schon einen gewissen Grad von Augenfälligkeit. Auch rote Färbungen traten, jedenfalls zum Zweck der Absorption von Wärmestrahlen als Schutz gegen zu starke Abkühlung, sowohl an männlichen Blüten (z. B. bei Fichten und Pappeln), wie namentlich an weiblichen auf; es sei hier nur auf die schöne rote Farbe der Schuppen an den weiblichen Blüten der Fichte und Lärche, auf die Purpurfarbe der Narben der Haselblüten hingewiesen. Wie leicht sich aus solchen rot gefärbten Blattorganen solche von weißer Farbe durch Unterdrückung des Farbstoffes bilden können, dafür liefert die Lärche ein Beispiel, bei der statt der roten weiblichen Blüten bisweilen schneeweiße vorkommen; auch rötlichgelbe oder schwefelgelbe Deckschuppen an Stelle der roten sind bei diesem Baum beobachtet worden. Endlich kommen im Bereich dieser primitiven Anemogamen bereits Blütenhüllen zur Ausbildung, offenbar nur zum Schutz der Geschlechtsorgane während des Knospenzustandes, kleine, unansehnliche, meist grünliche Blätter, oder als Ersatz dafür schuppenförmige Hochblätter an nackten Blüten.

Andere Merkmale der Windblüten mußten dagegen als unvorteilhaft verschwinden, wenn eine Weiterbildung zu Blumen stattfinden sollte. So die trockene pulverige Beschaffenheit des Pollens, eine Notwendigkeit für die Transportfähigkeit durch den Wind, aber sehr ungeeignet, wenn der Pollen Insekten als Nahrungsmittel dargeboten werden sollte, weil er auf den geöffneten Antheren nicht haftet, sondern

sogleich in die Umgebung ausgestreut wird. Trat aber dafür eine gewisse Klebrigkeit des Pollens ein, so mußte die Getrenntgeschlechtigkeit der Blüten gefährlich werden; denn der unbeweglich gewordene Blütenstaub war für die Übertragung auf vielleicht weit entfernte weibliche Blüten durchaus auf Insektenhilfe angewiesen, und wenn sie zufällig unterblieb, so war kein Ersatz möglich. Damit dürfte es zu erklären sein, daß bei den weiteren Schritten zur Ausbildung von Blumen die Zwitterigkeit der Blüte an Stelle der primitiven Eingeschlechtigkeit typisch wird und hierdurch die Möglichkeit spontaner Autogamie als Notbehelf sich eröffnet.

Wenn auch wohl bereits die Windblüten, besonders die in der Regel augenfälligeren und den genießbaren Pollen enthaltenden männlichen, gelegentlich von nach Nahrung umhersuchenden Insekten besucht werden, so war es doch zur Anlockung eines regelmäßigen und für die Bestäubung ausreichenden Insektenbesuches nötig, die Augenfälligkeit der Blüten durch Weiterentwickelung der Blütenhüllen zu Schauapparaten zu steigern und außer dem zunächst doch für die Befruchtung bestimmten Pollen in der Blüte den Insekten noch andere Genußmittel darzubieten. Als solches spielt, wie wir wissen, der Nektar weitaus die wichtigste Rolle. Hinsichtlich seines ersten Auftretens in den Blüten wird man wohl annehmen dürfen, daß es nicht im Dienste der Insektenanlockung erfolgt ist, sondern im Zusammenhang mit den physiologischen Leistungen der Geschlechtsorgane. So hat man darauf aufmerksam gemacht, daß sich für die spätere Ausbildung der Frucht in der Blüte Mengen von Zucker anhäufen, deren Überschuß durch Sekretionsorgane ausgeschieden werden müsse.

Wenn wir so versucht haben, den Weg anzudeuten, den vermutlich die Blüten bei ihrer Umformung zu Blumen aus Windblüten eingeschlagen haben, so enthalten wir uns bei der großen Unsicherheit der paläontologischen Befunde und ihrer Deutungen am besten gänzlich einer Vermutung darüber, welche Entwickelungsstufen die jetzt lebenden Blüten-

pflanzen im einzelnen durchgemacht haben mögen, um die uns vorliegende Organisationshöhe zu erreichen. So viel ist sicher, daß die Ausbildung der Blumenformen nicht etwa einer beständig aufsteigenden, nach oben sich immer reicher verzweigenden Anordnung entsprechen kann, daß mit anderen Worten der Entwickelungsgang der Blüteneinrichtungen sich mit dem von der Systematik festgestellten der Pflanzenfamilien überhaupt keineswegs deckt oder ihm auch nur parallel verläuft; die in unserer früheren Darstellung gegebene Zusammenfassung von Blumen aus höchst verschiedenen Verwandtschaftskreisen in einer und derselben Blumenklasse beweist dies ohne weiteres. Auch besitzen wir keinerlei feste Unterlage, um etwa anzunehmen, daß in geologisch aufeinander folgenden Zeiträumen eine gleichmäßig fortschreitende Ausbildung weiter entwickelter Blüteneinrichtungen sich abgespielt hätte, so daß auf die Windblütler erst die Pollenblumen, darauf die Nektarblumen mit offen liegendem Nektar, die mit halb geborgenem usw. gefolgt wären und die am vollkommensten und einseitigsten einem beschränkten Besucherkreise angepaßten Blumen auch die ihrer Entstehung nach jüngsten sein müßten. Wenn solchen Schlußfolgerungen sich von vornherein schon die große Schwierigkeit entgegenstellen würde, daß wir über das geologische Alter und die phylogenetische Aufeinanderfolge der Ordnungen, Familien, Gattungen und Arten unseres Systems der Blütenpflanzen viel zu wenig Zuverlässiges wissen, so zwingen uns auf der einen Seite weitgehende Übereinstimmungen in den Blüteneinrichtungen größerer Verwandtschaftskreise (z. B. *Umbelliferen*, *Cruciferen*, *Papilionaceen*, *Compositen*), andererseits sehr auffallende Unterschiede in dieser Beziehung innerhalb enger Pflanzengruppen zu dem Schluß, daß die Ausbildung der Blüteneinrichtungen in ganz verschiedenen Zeitabschnitten, mit sehr verschiedener Schnelligkeit und bald zu höheren Bildungen fortschreitend, bald im Sinne einer Rückbildung vor sich gegangen sein muß.

Innerhalb der monokotyledonischen Familie der *Liliaceen* finden wir, obwohl die Arten sich im allgemeinen durch Ansehnlichkeit der Blüten auszeichnen, dennoch sehr verschiedene Blumenklassen vertreten: von nektarlosen Blumen (*Convallaria, Tulipa, Paris*) schreitet die Ausbildung fort zu solchen mit offen liegendem (*Tofieldia, Veratrum, Anthericum*), halb verborgenem (*Ornithogalum, Gagea*) und völlig verborgenem Nektar (*Allium, Fritillaria*), und weiter kommen Hymenopterenblumen (*Muscari, Polygonatum*) sowie Falterblumen (*Paradisia, Hemerocallis, Lilium*) zur Ausprägung. Um für diesen Sachverhalt Beispiele aus ganz anderen und verschiedenartigen Verwandtschaftskreisen anzuführen, sei hier, anstatt auf zu zahlreiche Einzelheiten einzugehen, nur noch auf die Familien der *Ranunculaceen* und der *Scrophulariaceen* hingewiesen. In der ersten finden wir Windblütler (in der Gattung *Thalictrum*), Pollenblumen (*Thalictrum aquilegiifolium, Clematis, Anemone*), Angehörige der Blumenklassen *A* (*Myosurus, Ranunculus*-Arten), *AB* (*Ranunculus, Caltha, Eranthis*), *B* (*Pulsatilla, Trollius, Helleborus*) und endlich Hymenopterenblumen von komplizierter Blüteneinrichtung und zum Teil einseitigster Anpassung (*Aquilegia, Delphinium, Aconitum, Nigella*). Und die *Scrophulariaceen* umfassen neben Pollenblumen (*Verbascum*) solche von hoher Anpassung an Fliegen (*Veronica*-Arten, *Tozzia*), Wespen (*Scrophularia*), Bienen (*Linaria*-Arten, *Euphrasia, Mimulus*), Hummeln (*Antirrhinum, Digitalis, Melampyrum, Pedicularis*) und Falter (*Erinus, Alectorolophus lanceolatus*), in Amerika auch an Kolibris (*Castilleja*). Wenn wir sogar innerhalb einer Gattung bisweilen eine ähnliche Mannigfaltigkeit der Blüteneinrichtungen vorfinden, so werden wir daraus den Schluß ziehen müssen, daß die speziellen Anpassungen in solchen Fällen erst verhältnismäßig spät, nach Ausprägung der Gattungsmerkmale, und dann relativ schnell erfolgt sind. Von den mancherlei Gattungen, die hierfür Belege bieten, seien nur zwei, die schon früher erwähnt wurden, angeführt. In der Gattung *Gentiana*

hat *G. lutea* Blumen mit offen liegendem Nektar, *G. acaulis, purpurea, asclepiadea, ciliata* u. a. sind Hummelblumen, *G. campestris, germanica, amarella* u. a. stellen Übergänge von Hummel- zu Falterblumen dar, endlich *G. verna* mit ihren Verwandten, *G. utriculosa* und *nivalis* sind ausgeprägte Falterblumen. Von großem Interesse wegen der Mannigfaltigkeit ihrer Blüteneinrichtungen ist auch die Gattung *Lonicera*, in der je nach der Art der Nektarbergung im Grunde der Kronröhre sich Blumen ausgebildet haben, die bei völliger Bergung des Nektars doch noch keine besondere Anpassung an bestimmte Besuchergruppen erkennen lassen, also der Blumenklasse *B* zuzuweisen sind (*L. xylosteum, tatarica*), sowie Wespenblumen von brauner Farbe mit bauchigem Nektarhalter (*L. alpigena*), Bienenblumen (*L. nigra*) mit kurzer und Hummelblumen (*L. coerulea*) mit 10 mm langer Blumenröhre, endlich Nachtschwärmerblumen, deren enge Röhre bei *L. periclymenum* 25, bei *L. caprifolium* 30 mm lang wird.

Neben dieser Ungleichzeitigkeit und Ungleichartigkeit, mit der also zweifellos in verschiedenen Verwandtschaftskreisen die Ausprägung und Fortbildung von Blüteneinrichtungen vor sich ging, spielten sich auch rückläufige Entwickelungen ab, Herabsinken aus einer höheren in eine niedere und einfachere Blumenklasse. So werden wir, wenn wir in der Familie der *Rosaceen* eine anemogame Art, *Sanguisorba minor*, antreffen, während alle anderen, sogar die übrigen Gattungsgenossen, entomogam sind, uns der Schlußfolgerung nicht entziehen können, daß hier eine sekundäre Anemogamie, ein nachträgliches Windblütigwerden vorher insektenblütig gewesener Formen vorliegt. Einen ähnlichen Fall hat Delpino für die *Compositen*-Gattung *Artemisia* und einige Verwandte nachgewiesen, die im Gegensatz zu den übrigen *Compositen* keinen Nektar in den Blüten führen und in verschiedenem Grade unscheinbare Blütenköpfe besitzen: einige Arten, wie *A. mutellina, glacialis* u. a., haben so ansehnliche Köpfe, daß man sie als Pollenblumen bezeichnen muß, bei

anderen, wie *A. absinthium*, ist eine Mittelstufe zwischen Windblüte und Pollenblume anzunehmen, und die meisten Arten der Gattung sind, wie auch die Gattungen *Ambrosia* und *Xanthium*, windblütig geworden. Nach einer anderen Richtung lassen sich nicht selten Vereinfachungen entomogamer Blüteneinrichtungen insofern erkennen, als die Vorkehrungen zur Sicherung der Autogamie in Zwitterblüten so stark betont sind, daß Selbstbestäubung zur Regel wird und ein Verkümmern der Ausrüstungen für die Fremdbestäubung im Vergleich zu verwandten Arten eintritt. Endlich kann durch nachträgliche Umänderungen auch die typische Zwitterblütigkeit der Entomogamen, von der vielleicht die Blüten der Weiden die einzige wirkliche Ausnahme bilden, wiederum rückgängig gemacht werden, indem die eine Gruppe der beiderlei Geschlechtsorgane verkümmert. Die früher gelegentlich erwähnten „scheinzwitterigen" männlichen oder weiblichen Blüten, z. B. von *Acer*, *Rhamnus*, *Thymus*, *Rosmarinus*, *Salvia*, *Dianthus* und *Asparagus*, zeigen uns deutlich das allmähliche Zurücktreten und Schwinden entweder der weiblichen oder der männlichen Organe in einer ursprünglich zwitterig angelegten Blüte und gestatten den Schluß, daß in anderen Fällen die Verkümmerung dieser Organe bis zum spurlosen Verschwinden fortgeschritten sein und also zur Bildung rein eingeschlechtiger Blüten geführt haben kann. Man bezeichnet solche, für die man eine nachträgliche Entstehung aus zwitterigen Vorfahren annimmt, als sekundär eingeschlechtig zum Unterschied von den ursprünglich eingeschlechtigen, und hat guten Grund, für alle entomogamen eingeschlechtigen Blumen, mit der eben erwähnten Ausnahme der Weiden, eine derartige sekundäre Entstehung anzunehmen.

Aus alledem ergibt sich also, daß die Ausprägung der verschiedenen Blumenklassen in den einzelnen Verwandtschaftsreihen unabhängig, in sehr verschiedenen Zeitabschnitten und mit relativ sehr verschiedener Schnelligkeit vor sich gegangen sein wird, auch mit allerlei Umwegen und unter gelegentlichen Rückbildungen erfolgte, daß es also ganz

verfehlt wäre, aus der Organisationshöhe der Blüteneinrichtungen auf die Zeitfolge ihrer Entstehung oder auf verwandtschaftliche Beziehungen von Pflanzenarten oder größeren Gruppen schließen zu wollen.

Auch die mancherlei Hypothesen, die man über die schrittweise Ausbildung der Blumenfarben, über die Entwickelung einzelner Farbengruppen aus anderen und über die zeitliche Aufeinanderfolge der Farben bei der Entstehung der Blumenklassen aufgestellt hat, bewegen sich auf sehr unsicherem Boden, selbst wenn man von einer Erörterung der Ursachen für das Auftreten einzelner Farben absieht. Wohl wird man von der Annahme ausgehen dürfen, daß die primitivsten Blütenhüllen, wie sie uns bei manchen Anemogamen noch jetzt vorliegen, von den vegetativen Blättern sich in ihrer Struktur wenig unterschieden und eine grüne oder grünliche Farbe hatten, daß also die weißen und farbigen Blütenhüllblätter sich aus grünen umbilden mußten. Zunächst waren in ihnen die grünen Farbstoffkörper, die Chlorophyllkörner, in den Zellen gegeben; andere Färbungen können sich unter Fortbestehen der unverändert grünen oder auch in gelb umgefärbten Farbstoffkörper (Chromoplasten) oder unter ihrem gänzlichen Verschwinden, ferner durch Auftreten im Zellsaft gelöster gelber, roter oder blauer Farbstoffe, oder endlich durch Kombination einiger von diesen Vorgängen ausbilden. Daß aber diese Veränderungen in einer bestimmten Reihenfolge, womöglich gar bei verschiedenen Pflanzenabteilungen immer in derselben Aufeinanderfolge sich abgespielt hätten, ist durchaus unwahrscheinlich, und der Einfluß der züchterischen Tätigkeit der blumenbesuchenden Insekten darauf seinem Umfange nach nicht mit Sicherheit festzustellen. So würde man z. B. sehr irren, wenn man annehmen wollte, die grüne Blütenfarbe müsse, weil sie für die Anemogamen typisch ist, immer als ein Anzeichen geringer Anpassung an Insekten angesehen werden: haben wir doch in der grünlichen Blüte von *Listera ovata* eine an Schlupfwespen angepaßte Blume von kompli-

ziertestem Blütenmechanismus kennen gelernt; und die in ihrer Blüteneinrichtung sonst ganz mit den nahe verwandten *Iris*-Arten übereinstimmende südeuropäische Knollenlilie (*Hermodactylus tuberosus*) besitzt fast ganz hellgrüne Blumen, die nur auf den Enden der drei zurückgeschlagenen äußeren Blütenblätter je einen großen violettschwarzen Fleck tragen; endlich die mexikanische *Myrsinacee Deherainia smaragdina* hat an die Befruchtung durch Fleischfliegen angepaßte Blumen von intensiv grüner Farbe.

Schon seit langem ist bekannt, daß neben der Blütengröße auch die Blütenfarbe von Ernährungs-, Belichtungs- und Temperaturverhältnissen beeinflußt wird, und oben wurde bereits darauf hingewiesen, daß die Fähigkeit zur Ausbildung anderer als grüner Farbstoffe an den Blüten, das Erscheinen gelber, weißer und roter Farben, schon bei den Anemogamen zu beobachten und hier sicher unabhängig von irgendwelchem Einfluß von Insekten ist. Später mag bei der nachweisbaren Vorliebe gewisser Insektengruppen für bestimmte Blumenfarben immerhin eine Zuchtwahl der Blumenbesucher bei der Fixierung der Färbung der Blütenhüllen Platz gegriffen haben. Am ehesten würde man dies für die Ausbildung der Saftmale anzunehmen geneigt sein, und doch hat Goebel vor kurzem gezeigt, daß z. B. bei einer gelb blühenden Form von *Viola arvensis* die als Saftmale dienenden dunklen Streifen der seitlichen und unteren Kronblätter zum Verschwinden gebracht werden konnten, wenn die Pflanzen bei hoher Temperatur und großer Luftfeuchtigkeit kultiviert wurden.

Um für die Beurteilung der Rolle, welche die Blumeninsekten bei der Entstehung und allmählichen Umformung der Blumen gespielt haben, einen sicheren Standpunkt zu gewinnen, ist es unerläßlich, aus den Urkunden der Paläontologie festzustellen, welche Insektengruppen in jenen geologischen Epochen auf der Erde vorhanden waren, in welche, wie oben erwähnt, die erste Entstehung der Blumen verlegt werden muß, also vor allem in der älteren Kreidezeit und weiter bis ins Tertiär. Wir finden dann, daß das erste Auf-

treten von Insekten in der Tat in eine Periode fällt, in der von Blütenpflanzen erst ausschließlich *Gymnospermen*, nämlich *Cordaitaceen*, *Cycadeen*, *Medulloseae* und *Coniferen*, nachweisbar sind. Denn die ältesten zweifellos als Insekten kenntlichen Fossilien gehören dem oberen Karbon an; es sind Formen einer als *Palaeodictyoptera* bezeichneten Gruppe, die am Ende des Karbon plötzlich wieder verschwindet und aller Wahrscheinlichkeit nach eine Stammgruppe darstellt, aus der sich gewisse Übergangsordnungen und weiter die Ordnungen der jetzt lebenden Insekten ableiten. Die *Palaeodictyoptera* besaßen kauende Mundteile, zusammengesetzte Augen, vielgliedrige fadenförmige Fühler, und ihre Larven lebten wahrscheinlich im Wasser, während die Imagines vermutlich Raubtiere waren. Außer ihnen, und an Zahl der erhaltenen Reste sie bedeutend überwiegend, treten im oberen Karbon Schaben (*Blattidae*) auf, eine in der Jetztwelt noch existierende Ordnung. Die Formationen des Perm, der Trias und des Jura enthalten noch keine Reste von *Angiospermen*, weisen aber eine immer mehr sich entfaltende Mannigfaltigkeit von Insekten auf. Im Perm finden sich Vorläufer der Geradflügler, *Libelluliden*, Halbflügler und Schaben, sowie der Zahl nach wieder dominierende Vertreter der Schaben selbst. Bei allen diesen Insekten der palaeozoischen Formationen sind irgendwelche Beziehungen zur Pflanzenwelt noch nicht erkennbar; sie lebten vermutlich als Räuber oder von allerhand organischen Abfallstoffen, Staatenbildung und Brutpflege waren ihnen fremd. Bei der geringen Anzahl der aus dem Perm und aus der Trias uns erhaltenen Insektenreste ist es verständlich, daß die im Mesozoikum auftretenden durch einen großen Abstand von den palaeozoischen getrennt sind. In der Trias beschränken sich die Insektenreste fast ganz auf die Flügeldecken von Käfern, im Lias dagegen finden sich außer zahlreichen Käfern und den schon älteren Geradflüglern, Schaben, *Libelluliden* und Halbflüglern auch Vertreter der Netzflügler, *Phryganoiden* und der *Dipteren*, letztere durchaus

der tiefstehenden Gruppe der *Nematocera* (Mücken) angehörig. Der an Insektenfossilien arme Dogger bietet zum ersten Male Schmetterlinge dar, und zwar Formen, die ebenso wie die im Malm erhaltenen einer Gruppe angehörten, die einen kurzen, dicken Leib besaß, aus guten Fliegern bestand und jedenfalls schon zu hoch entwickelt ist, um als Stammgruppe aller *Lepidopteren* angesehen werden zu können; sie erinnern durch ihre Körpergestalt, Form und Aderung ihrer Flügel in hohem Grade an die in Australien noch lebenden *Limacoden*, welches alte Formen sind, deren Mundteile auf einer ursprünglichen Entwickelungsstufe stehen blieben und zum Nektarsaugen nicht geeignet sind. Deshalb darf man auch für jene Jura-*Lepidopteren* den Schluß ziehen, daß sie einer noch nicht auf den Besuch von Blumen angewiesenen Gruppe angehörten, wie ja auch anderseits die Existenz von Blumen für jene Periode noch nicht angenommen werden kann. Weiter begegnen im Malm zum ersten Male *Hymenopteren*, von denen fast alle einigermaßen sicher zu beurteilenden Formen den jetzt lebenden Holzwespen (*Siricidae*) nahe stehen, und endlich erscheint unter den *Dipteren* neben verschiedenen Mücken auch eine den Fliegen (*Brachycera*) zuzuweisende Art. In der nun folgenden Kreideformation sind, wie früher erwähnt, die ersten *Angiospermen* nachweisbar, in Amerika treten ihre Urtypen bereits im Neocom, der ältesten Kreideschicht, auf, in Europa sind sie erst im Cenoman, der untersten Schicht der obersten Kreide, nachgewiesen, finden sich aber hier in reichlicher Menge und großer Mannigfaltigkeit. Aus der oberen Kreide darf man das Vorhandensein nicht nur niederer *Dikotyledonen*, wie der windblütigen *Julifloren*, als erwiesen betrachten, sondern auch choripetaler, Blumen entwickelnder Pflanzen, wie z. B. *Magnolia*, *Liriodendron*, *Laurus*, *Cinnamomum*, *Eucalyptus*, *Bauhinia* und *Passiflora*. Die Insektenfunde aus dieser Periode sind leider so spärlich und von so mangelhafter Erhaltung, daß zwischen dem obersten Jura und dem ältesten Tertiär, in welches ebenso eine mächtige Entfaltung der *Angiospermen* wie,

besonders vom unteren Oligozän an, ein außerordentlicher Reichtum in der Ausgestaltung der Insekten fällt, eine empfindliche Lücke vorhanden ist. Wenn wir aber im unteren Oligozän von *Hymenopteren* neben zahlreichen anderen Familien bereits *Vespiden*, *Sphegiden* und *Apiden* nachweisen können, von *Lepidopteren Noctuiden*, *Sphingiden*, *Hesperiden*, *Papilioniden*, *Pieriden*, *Lycaeniden* u. a., von *Dipteren Psychodiden*, *Culiciden*, *Tipuliden*, *Stratiomyiden*, *Bombyliiden*, *Empiden* und *Syrphiden* neben etwa 2000 Arten von Käfern, also eine reiche Auswahl von Insekten, die als Blumenbesucher auftreten oder vollständig auf Blumennahrung angewiesen sind, so werden wir zu dem Schluß gedrängt, daß um diese Zeit bereits die gegenseitigen Anpassungen zwischen Blumen und blumenbesuchenden Insekten zu einer Ausprägung gekommen sein müssen, die an Vollkommenheit und Mannigfaltigkeit wenig von den uns jetzt vorliegenden Verhältnissen verschieden gewesen sein kann.

Wenn wir diese Betrachtungen überblicken und zusammenfassen, so ergibt sich, daß in der Zeit, in welche wir die Entstehung der ersten Blumen aus anemogamen Blüten verlegen müssen, zwischen oberstem Malm und unterster Kreide, bereits verschiedene Ordnungen solcher Insekten vorhanden waren, die später als Blumenbesucher auftreten, nämlich Käfer, *Dipteren*, *Lepidopteren* und *Hymenopteren*, und die zunächst als gelegentliche Blütengäste in Beziehungen zu den Blüten getreten sein können. Ob ihnen freilich als unbewußten Züchtern ein bestimmter Einfluß auf die Herausbildung von Blumen mit augenfälligem Schauapparat, Nektargehalt und kohärentem Pollen zugeschrieben werden darf, das ist eine Frage, die wegen der früher geschilderten, zurzeit bestehenden großen Schwierigkeiten, nicht beantwortet werden kann, wenn wir uns nicht von dem sicheren Boden der festgestellten Tatsachen allzu weit entfernen wollen.

REGISTER.

Die Ziffern bedeuten die Seitenzahlen.
* bei den Zahlen bedeuten Abbildungen im Text.

Druck von B. G. Teubner in Dresden.



